Die postembryonale Entwickelung der Rhabditis nigrovenosa.

Inaugural-Dissertation

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Carl Neuhaus
aus Claswipper (Rheinland).

Mit 3 Tafeln und 1 Figur im Text.

Jena
Gustav Fischer
1903.

Die postembryonale Entwickelung der Rhabditis nigrovenosa.

Inaugural-Dissertation

der

Hohen philosophischen Fakultät

der

Universität Rostock

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Carl Neuhaus
aus Claswipper (Rheinland).

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit 3 Tafeln und 1 Figur im Text.

Jena
Gustav Fischer
1903.

Referent: Professor Dr. SEELIGER.

Meiner Mutter.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41552725_0024

Als ich im Sommer 1901 die vorliegende Arbeit begann, hatte ich die Absicht, die gesamte Embryologie der Rhabditis nigrovenosa zum Gegenstand einer ausführlichen Untersuchung zu machen. Doch scheiterten meine Pläne bald an dem in doppelter Beziehung eigenartigen Verhalten des Materials. Einmal nämlich waren in Blastomeren jüngerer Stadien sehr selten Kernspindeln nachweisbar, und dadurch erschwerte sich die Zurückführung der älteren Stadien auf die vorhergehenden jüngeren in ganz außerordentlicher Weise. Zweitens ließen sich auch niemals die von Boveri an Ascaris megalocephala eingehend studierten typischen Kernstrukturen in einer auch nur annähernd gleich deutlichen Weise sichtbar machen, und es war mir daher unmöglich, auf frühen Stadien die somatischen und Propagations-Zellen mit Sicherheit auseinanderzuhalten. Die gleichzeitig versuchte Methode der Beobachtung der Entwickelung des lebenden Eies, wie sie von Goette und später von Ziegler bei Rhabditis nigrovenosa angewandt worden ist, ist zu unsicher, um mit dem erstgenannten Verfahren in erfolgreichen Wettbewerb treten zu können.

Ich entschloß mich daher, von dem Studium der ersten Furchungsvorgänge abzugehen und mit demselben beim Verschluß der Gastrula einzusetzen, gleichzeitig in der Erwägung, daß die Beobachtungen von Boveri, Spemann, zur Strassen u. a. an jüngeren Furchungsstadien für die ganze Klasse der Nematoden gelten dürften. Endlich auch bestimmte mich der Gedanke, daß das weitere Verhalten der fertig angelegten Keimblätter noch nicht die genügende Berücksichtigung erfahren habe, da eine eingehende Bearbeitung dieser Verhältnisse nur einmal vorliegt, nämlich in der Arbeit zur Strassen's über Bradynema rigidum,

einen Wurm, der jedoch unter den Nematoden eine stark abweichende Stellung einnimmt wegen seiner durch den Parasitismus bedingten Reduktion der meisten Organe.

Material und Methode.

Das Material zu meinen Untersuchungen, Rhabdonema nigrovenosum, den bekannten Nematoden aus der Familie der Anguilluliden, erhielt ich ausschließlich aus der Lunge von Rana temporaria, in der dieser Parasit sehr häufig ist. Als biologisch interessant mag erwähnt sein, daß derselbe in einem einzigem Lungenflügel zuweilen in einer Anzahl von 25 Stück, häufig noch mit mehreren Exemplaren von Distomum cylindraceum zusammen, vorgefunden wurde. Fast stets waren beide Lungenflügel gleichmäßig stark infiziert. Anfangs stieß ich bei der Konservierung auf große Schwierigkeiten, die ich auf die außerordentlich derbe Eischale zurückführen möchte. Gute Resultate ergab schließlich folgende Methode: Dem Wurm wird Kopf- und Schwanzende abgeschnitten, um den Eintritt der Konservierungsflüssigkeit in die inneren Organe zu erleichtern. Es folgt 24-stündiges Einlegen in Boveri's Pikrinessigsäure, mehrtägiges Auswaschen mit 70-proz. Alkohol. Der Wurm wurde in Querschnitte von 5 μ Dicke zerlegt, wobei natürlich der weitaus größte Teil der stets massenhaft vorhandenen Embryonen in unbrauchbarer Orientierung getroffen wurde. Sehr schöne Kern- und Dotterfärbung ergab Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Orange G. Deutlich hervortretende Zellgrenzen erhielt ich mittels Doppelfärbung mit Hämatoxylin und Alaunkarmin.

Zur Kontrolle der Schnittmethode dienten Totalpräparate, die ich nach einer mir von Herrn Prof. Dr. Seeliger empfohlenen Methode herstellte: Um Embryonen jeder Entwickelungstufe in größerer Menge isoliert zu erhalten, werden die Rhabdonemen zerschnitten und zerzupft. Nach 24-stündiger Behandlung mit Pikrinessigsäure und genügendem Auswaschen mit 70-proz. Alkohol wird ein Teil des Materials in eine schwache, kaum rosarote Mischung von Glycerin. pur. und essigsaurem Karmin gebracht. Der Alkohol dunstet dann ab, und nach 1—2 Tagen ist die nötige Färbung eingetreten. Die Präparate sind, wie die danach hergestellten Figuren, z. B. Fig. 13, 14, 15, beweisen, vollständig durchsichtig und eignen sich vorzüglich zur Darstellung

optischer Schnitte. Da die Färbung wenig haltbar ist, so wurden die Präparate gleich in der Farbmischung untersucht, natürlich unter dem Deckglas, welches durch Haare gestützt wurde, um das Rollen zu gestatten.

Bekanntlich geht die Weiterentwickelnng der die Eischale verlassenden Rhabditis bis zum ausgewachsenen geschlechtsreifen Tier im Mastdarminhalt des Frosches resp. im Freien vor sich. Um also derartige Stadien in größerer Anzahl zu erhalten, war es nötig, die jungen Rhabditen weiter zu züchten, und ich versuchte das mit der von LEUCKART angegebenen Methode. Dabei stellten sich jedoch stets die Embryonen anderer im Frosch lebenden Nematoden ein, die anfangs ein sicheres Erkennen der Rhabditis sehr in Frage stellten. Diese Züchtungsmethode modifizierte sich infolgedessen dahin, daß ich das Kulturmedium, Mastdarminhalt des Frosches und Erde gemischt, durch stärkeres Erhitzen gewissermaßen sterilisierte. Bald stellt sich in dem Gemisch die für das Fortkommen der Rhabditis nötige Fäulnis wieder ein, und nun erfolgt die Aussaat des durch Zerzupfen der Rhabdonemen erhaltenen Materials.

Geschichtliches.

Es erscheint angebracht, in einem kurzen Auszuge einen Ueberblick über den gegenwärtigen Stand der entwickelungsgeschichtlichen Nematodenforschung zu geben, da ich bei Schilderung meiner Befunde gezwungen bin, mich auf die Angaben der früheren Autoren über die jüngeren Embryonalstadien zu stützen. Bahnbrechend waren hier die exakten Untersuchungen BOVERI's (1892), denen sich dann ZUR STRASSEN (1894) in den meisten Punkten anschloß. 1899 erschien dann eine neue, größer angelegte Arbeit BOVERI's. Da diese zugleich weiter geht als die ZUR STRASSEN's, so wird es genügen, wenn ich die Resultate derselben in einigen Worten zusammenfasse:

BOVERI geht aus von einer eigentümlichen Kerndifferenzierung während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala (univalens). Während der Karyokinese tritt nämlich in bestimmten Furchungszellen nach der Schleifenbildung eine Chromatindiminution in der Weise ein, daß 1) von jedem bandförmigen Chromosom die verdickten Enden abgestoßen werden und untergehen und 2) der übriggebliebene Teil des Bandes in kurze

Stäbchen zerfällt. Es sind in derartigen Blastomeren nach der Teilung kleine Kerne vorhanden, und diese Zellen sind, da sie später zum Aufbau des Körpers verwandt werden, als „somatische" zu bezeichnen (S_{1-5}). Dagegen ist das Teilungsprodukt, welches durch alle Stadien der Furchung hindurch seine ursprüngliche Kernstruktur bewahrt, die „Propagationszelle" (P_{1-5}).

Das Ei tritt also in 2 Blastomeren P_1 und S_1 (2-zelliges Stadium). Nun tritt S_1 in Teilung; dabei erfolgt die Diminution des Chromatins; nun teilt sich P_1 in P_2 und S_2 (4-zelliges Stadium). Beim Uebergang vom 4-zelligen zum 8-zelligen erleidet der Kern von S_2 die Chromatinreduktion. Gleichzeitig teilt sich auch P_2, und zwar in P_3 und S_3 (8-zelliges Stadium). Es folgt die nächste Teilungsperiode und dabei reduziert S_3 den Chromatinbestand (16-zelliges Stadium). Die Propagationszelle (P) teilt sich nun nach Boveri noch zweimal (P_3 in P_4 und S_4, P_4 in P_5 und S_5), und jedesmal tritt an der Somazelle bei der nächsten Teilung die Chromatinreduktion ein. P_5, also die 6. Generation, wenn man das Ei als 1. rechnet, teilt sich nun in die beiden Urgeschlechtszellen, die also die 7. Generation bilden würden. Nach zur Strassen dagegen entstehen sie bereits als 6. Generation. Das ist eine Streitfrage, die uns hier nicht weiter beschäftigen kann. Es bleibt nur noch einiges über das Verhalten der Somazellen hinzuzufügen: Aus S_1 wird Ektoderm, aus S_2 Entoderm, Mesoderm und Stomatodäum, S_3 liefert wieder Ektoderm, desgl. S_4 und S_5, während zur Strassen schon die Boveri'schen S_5 und P_5 als Urgeschlechtszellen auffaßt.

1. Die Vorgänge beim Verschluß der Gastrula.

Auf dem Stadium der Entwickelung unseres Nematoden, welches Goette als Sterrogastrula bezeichnet hat, besitzt der Embryo bei Betrachtung von der ventralen und dorsalen Seite eine länglich-ovale Gestalt, deren Gleichmäßigkeit jedoch in der Profilansicht dadurch gestört wird, daß die ventrale Begrenzung nicht, wie die dorsale, eine Erhebung nach außen, sondern eine Einbuchtung nach innen darstellt (Kahnform) und infolgedessen der dorsalen in ihrem größeren mittleren Abschnitt fast parallel wird. Deutlich tritt das auf Sagittalschnitten hervor (Fig. 1a und 1b). Die Einbuchtung an der Ventralseite wird dadurch herbeigeführt, daß in dieser Gegend der Verschluß der Gastrula

vor sich geht, indem die Anlagen des inneren und mittleren Keimblattes, sowie des Stomatodäums in die Tiefe rücken und von den Seiten her durch das überwuchernde Ektoderm von der Außenwelt getrennt werden. Der Blastoporus, der beim Beginn der Gastrulation eine ovale Form besaß, nimmt im weiteren Verlauf derselben allmählich eine unregelmäßige Lanzettform an, deren Spitze nach dem vorderen, deren rundlicher Teil nach dem hinteren Körperende zu gelegen ist.

Fig. 1a stellt den medianen, Fig. 1b den benachbarten Sagittalschnitt durch ein solches Stadium dar. In beiden Zeichnungen hebt sich das Ektoderm sehr deutlich von den benachbarten Zellkomplexen ab; während es auf der Ventralseite, soweit es hier schon vorhanden ist, denselben dicht anliegt, entfernt es sich dorsal und vorn davon und läßt so einen Zwischenraum entstehen, das Blastocöl oder die primäre Leibeshöhle. Sehr richtig bezeichnet Goette den Unterschied zwischen einer Coelogastrula und dieser Sterrogastrula nur als einen graduellen, denn, wenn auch auf diesem Stadium das Blastocöl keine starke Ausdehnung besitzt, so ist es doch immerhin deutlich vorhanden.

Um nun auf die Analyse der in die Tiefe rückenden Zellen näher einzugehen, so ist von vornherein klar, daß auf einem medianen Sagittalschnitt und seinem Nachbarschnitt der größte Teil der getroffenen Zellen dem Entoderm angehören muß; diese entodermalen Elemente heben sich von einem anderen Teil des eingesenkten Materials, nämlich den kleinen dotterarmen Stomatodäumzellen, sofort durch ihre Größe und ihren reichen Dottergehalt scharf ab. Schwieriger ist die Trennung von den auf diesen Schnitten ebenfalls getroffenen beiden Urgeschlechtszellen. Hier sind es die letzteren, die durch intensive Dotterfärbung auffallen und sich dadurch von den sie auf 3 Seiten umgebenden Entodermzellen unterscheiden, wenn dieser Unterschied auch nicht so markant ist, wie der zwischen den oben verglichenen Zellgruppen. Der stärkere Gehalt an Dotterschollen ist zu erklären mit der geringeren Schnelligkeit in der Aufeinanderfolge der Teilungen gegenüber den gerade auf dem Gastrulastadium sich lebhafter vermehrenden Entodermzellen. Aber noch ein Punkt ist es, der scharf in die Augen springt und die Trennung beider Gruppen sehr erleichtert, nämlich die Größe der Zellkerne und die Anordnung des Chromatins in denselben. Während der Kern der ruhenden Entodermzellen eine gleichmäßig feine Verteilung des Chromatins aufweist, ist der Kern der Urgeschlechtszellen zunächst

bedeutend reicher an Chromatin, und dieses ist in ihm nicht in feiner Verteilung, sondern in größeren Körnchen und Klümpchen suspendiert. Außerdem ist der Kern der Urgeschlechtszelle durch seine Größe ausgezeichnet, er ist der größte des ganzen jungen Organismus. Infolge seines Chromatinreichtums ist ihm eine sehr distinkte, scharfe Färbbarkeit eigen. Deutliche Nucleoli sind sowohl in den Kernen der Entoderm- als auch der Urgeschlechtszellen wahrnehmbar, und zwar sind die Nucleoli der letzteren bedeutend größer, so daß die Urgeschlechtszellen schon hier ein keimbläschenähnliches Aussehen besitzen. Diese histologischen Differenzen treten natürlich auf älteren Stadien noch deutlicher hervor, wenn die Entodermelemente sich weiter geteilt haben, die Urgeschlechtszellen aber noch in der Zweizahl vorhanden sind.

Die Entodermzellen sind infolge ihrer rapiden Vermehrung die dotterärmsten des Embryos; sie besitzen einen Kern, den sein starker Chromatingehalt sehr tinktionsfähig macht. Ebenso verhalten sich die Zellen der Schlundanlage und bezüglich der Kerne auch die Zellen des mittleren Keimblattes, doch stehen letztere, was den Dottergehalt anlangt, auf einer Mittelstufe zwischen Ektoderm und Entoderm. In den letzten Ausführungen ist auch die Erklärung dafür enthalten, daß alle diese histologischen Unterscheidungsmerkmale besonders deutlich erst nach dem Verschluß der Gastrula, d. h. nach einer weiteren Reihe von Teilungen, sich bemerklich machen, während sie vorher weniger zuverlässig zur Bestimmung der einzelnen Keimblattanlagen verwandt werden können.

Was mich bewog, in Fig. 1b die vorderste und hinterste der vom Ektoderm umschlossenen Zellen dunkelblau, d. h. mit der Farbe des Mesoderms, einzutragen, waren weniger Unterschiede in der Struktur gegenüber den Entodermzellen, als vielmehr die Erwägung, daß seitlich von der kleinzelligen Stomatodäumanlage der Fig. 1a nichts anderes vorhanden sein kann als mesodermale Elemente und ferner, daß am hinteren Körperende es nicht Entoderm-, sondern nur Mesodermzellen sein können, die mit dem Ektoderm in Verbindung treten. Um die Richtigkeit dieses Gedankens zu verstehen, wolle man sich die Verhältnisse in der allerdings einem etwas älteren Stadium entnommenen Fig. 6a klar zu machen. Das endlich in Fig. 1a im vorderen Abschnitt des Präparates enthaltene kleinzellige Material kann nichts anderes darstellen als die Abkömmlinge der, wie wir jetzt wissen, schon auf frühen Embryonalstadien präformierten Stomato-

däumzellen. Daß die Entodermzellen vor diesen in die Tiefe versenkt worden sind, beweist die Thatsache, daß die Schlundanlage nach hinten zu unter das Entoderm vorspringt.

Das nächst ältere Stadium ist in Fig. 2 wiedergegeben. Der Blastoporus nimmt die Grenze zwischen mittlerem und hinterem Drittel des Embryos ein; in ihm sind die großkernigen Urgeschlechtszellen sichtbar. Einem ungefähr gleichalterigen Stadium sind die Figg. 3 und 4 entnommen. Erstere zeigt, wie sich das Ektoderm gerade über den hinteren Teil der Stomatodäumanlage hinübergeschoben hat. In Fig. 4 ist der Blastoporus im Bereich der Urgeschlechtszellen noch offen. Das Ektoderm stößt von beiden Seiten an sie heran. Während des weiteren Verlaufes der auf den Verschluß der Gastrula hinzielenden energischen Ausbreitung des Ektoderms sind auch die einzuschließenden Teile nicht unthätig. Denn wie aus einem Vergleich zwischen den Figg. 3 und 4 einerseits und den einer Serie entstammenden Figg. 5a, b, c, andererseits hervorgeht, haben sich inzwischen das Entoderm und noch stärker das Mesoderm bei gleichzeitiger Teilung ihrer Zellen tiefer nach dem Rücken zu vorgeschoben. Besonders auffällig ist die Vermehrung der Mesodermzellen. Während früher auf einem Schnitt nur eine sichtbar war, erscheinen jetzt 3—4 jederseits, und kurz vor dem Verschluß der Gastrula legen diese sich kappenförmig über die Urgeschlechtszellen hinüber und heben so die Verbindung derselben mit dem Ektoderm auf. Während sich so das Mesoderm zwischen Urgeschlechtszellen und Ektoderm hineindrängt, richten sich die beiden ersteren schräg nach vorn und dorsal zu auf und werden in dieser Lage von Mesoderm und Ektoderm schließlich überdeckt (Fig. 5b). Der letzte Rest des schon auf das hinterste Körperdrittel beschränkten Blastoporus verschwindet dann langsam.

Ursprünglich nahm der Urmund die ganze Ventralseite ein und zeigte ovale Gestalt, später erscheint er unregelmäßig lanzettförmig, und in seinem hinteren Abschnitt liegen die beiden Urgeschlechtszellen. Das sich rasch ausbreitende Ektoderm stößt zuerst seitlich an diese; bald aber wird auch der vor ihnen sich ausbreitende freie Raum überdeckt, so daß die Urgeschlechtszellen allseitig vom äußeren Blatt umschlossen werden. Die Stelle, an der der Blastoporus zuletzt sich schließt, entspricht also der Lage der Urgeschlechtszellen, d. h. der Grenze zwischen dem mittleren und hinteren Drittel des Embryos (denn Fig. 4 stellt den 7. von 11, Fig. 5b den 7. von 12 Schnitten, von vorn nach hinten ge-

zählt, dar). Diese Verhältnisse zeigt auch Fig. 2, die eine Totalansicht eines solchen Stadiums darstellt. Die Länge des Embryos auf den beschriebenen Stadien beträgt 6 μ, seine Breite 30 μ, seine Tiefe etwa 25 μ.

Mit diesen Feststellungen bringe ich mich in verschiedene Widersprüche mit den Angaben früherer Beobachter der Nematodenentwickelung, doch bemerke ich, um Mißverständnissen aus dem Wege zu gehen, von vornherein, daß die Unterschiede in den meisten Fällen durch die Verschiedenartigkeit des untersuchten Materials bedingt sein dürften. In der Regel werde ich mich daher auf einen kritiklosen Vergleich der einzelnen Befunde zu beschränken haben.

Die Frage, ob bei der eigenartigen Gastrulation der Nematoden eine Invagination oder Epibolie vorliegt, ist schon von Boveri zu Gunsten der letzteren entschieden worden, und zwar mit Recht, weil das hervorstechendste Merkmal bei dem ganzen Vorgang doch die umwachsende Thätigkeit des Ektoderms ist, jedenfalls gegenüber dem mehr passiven Verschwinden der anderen Keimblattanlagen stärker hervortritt.

Eine in der einschlägigen Litteratur überall ventilierte Frage ist die: Wie schließt sich der Blastoporus, welche Form hat er dabei auf den einzelnen Stadien des Verschlusses und wo ist sein letzter Rest nachweisbar?

Bütschli schildert das Verhalten des Blastoporus auf den einzelnen Stadien folgendermaßen: „Die Zusammenkrümmung der ehemaligen Zellplatte macht immer größere Fortschritte, die freien Ränder nähern sich bis auf eine schmale, offene Spalte, um schließlich, wie ich annehmen zu dürfen glaube, bis auf eine an einem Ende des nun etwas länglichen, drehrunden Embryos gelegene Oeffnung, die ich als spätere Mundöffnung betrachte, zu verschmelzen."

Ganin hat bei Pelodera teres nur eine „kleine äußere Vertiefung an der Bauchfläche" beobachtet, „welche der Einstülpung der Gastrula entspricht".

Goette giebt in seiner Arbeit über Rhabditis nigrovenosa an, daß die Gestalt des Prostoma aus einer gestreckten in eine spaltförmige übergeht, die dann bei weiterer Annäherung der Ränder zu einer feinen medianen Naht werde. Der Verschluß sollte dann von hinten nach vorn fortschreiten und am Vorderende zuletzt „eine kleine Oeffnung übrig bleiben". „Dieser letzte Rest des spaltförmigen Prostoma . . . . . verwandelt sich durch eine

konzentrische Zusammenziehung des umgebenden Ektoderms, welche sich in der radiären Stellung der betreffenden Zellen zu erkennen giebt, in ein rundes Loch (Fig. 27), und dieses bleibt, bevor es durch die fortdauernde Zusammenziehung völlig verschwindet, anscheinend länger offen, als es bei dem einfachen Spalt der Fall gewesen wäre.“ Diese Stelle soll ungefähr da liegen, wo der spätere Mund durchbricht, und Goette bringt sie deshalb mit einer im Laufe der phylogenetischen Entwickelung verloren gegangenen vorderen Darmöffnung in Zusammenhang. Diese Befunde sind so grundverschieden von den meinigen, daß eine Diskussion darüber ausgeschlossen ist und ich annehmen muß, daß Goette durch die unzulängliche Untersuchungsmethode der Beobachtung der Entwickelung des lebenden Eies sich hat täuschen lassen. Jedenfalls kann ich in meinen zahlreichen Schnitt- und Totalpräparaten keinen einzigen Anhaltspunkt für seine Angaben finden.

Hallez sagt: „Il est hors de doute, que cette ouverture se ferme d'une manière générale d'arrière en avant. Le prostome se ferme en definitive en un point, qui correspond, non pas à l'extremité céphalique, mais en dessous de la ligne, qui limitera au stade suivant le lobe céphalique.“

Nach Strubell soll bei Heterodera Schachti der Verschluß des Blastoporus von hinten nach vorn vor sich gehen, wo eine Lücke zurückbleibt in Gestalt eines „rundlichen Spaltes“, der den „Ueberrest des Prostoma“ bildet. Zur Strassen beschreibt bei Bradynema rigidum den Verschluß des Blastoporus an der Grenze des ersten Körperdrittels.

Mit Ziegler (ebenfalls Rhabditis nigrovenosa) finde ich mich bezüglich des Verschlusses der Gastrula trotz seiner nicht sehr genauen Angaben in Uebereinstimmung, doch giebt auch er in einer Anmerkung an, „daß zur Zeit, wo der Blastoporus sich schließt, im vorderen Teil des Embryos eine Einsenkung vorhanden ist, welche durch die Bildung des Oesophagus veranlaßt ist“. Wenn etwas derartiges vorhanden wäre, dann müßten die Serienschnitte, denen meine Zeichnungen 5a, b, c, entnommen sind, doch etwas davon enthalten. Ich habe jedoch stets vergeblich danach gesucht und immer gefunden, daß die die Schlundanlage darstellenden Zellen mit den Entoderm- und Urgeschlechtselementen ganz in die Tiefe rücken und vom Ektoderm überwachsen werden. Da Ziegler dieselbe Untersuchungsmethode geübt hat wie Goette, so möchte ich auch hier der Methode Schuld geben.

Bei Strongylus paradoxus läßt Wandolleck den Verschluß des „schlitzförmigen Blastoporus“ von hinten nach vorn vor sich gehen, bestreitet aber eine Nahtbildung (wie sie Goette gesehen haben wollte) ganz entschieden; bezüglich des „Loches“ am Vorderende dagegen wiederholt er fast wörtlich die Angaben Goette's. Daß diese Angaben über den Verschluß der Gastrula auf einem Irrtum beruhten, wies bereits bald darauf Spemann nach: „Meine Figg. 17 und 18 zeigen, daß das Ektoderm von vorn und von den beiden Seiten ziemlich gleichmäßig heranrückt und fast genau in der Mitte der Bauchseite zusammenschließt.“ Diese Angaben, wie auch diejenigen Boveri's (Ascaris megalocephala) decken sich mit den meinigen; nur das Verschwinden des letzten Restes des Blastoporus lassen sie mehr in der Mitte der Bauchseite vor sich gehen, eine geringe Abweichung, die nur nebensächlicher Natur ist. Dagegen bezeichnet Boveri als letzten Rest des Blastoporus nicht die nach innen von der Oberfläche der Urgeschlechtszellen begrenzte Lücke im Ektoderm, sondern den zu dieser Zeit schon verschwundenen dreieckigen Raum vor den Urgeschlechtszellen. Es erscheint mir zweckmäßiger, auch noch das folgende Stadium als Gastrula aufzufassen, auf dem man zwar keine offene Verbindung zwischen Ekto- und Entoderm mehr feststellen kann, wo aber die Lücke im Ektoderm, durch die man die Urgeschlechtszellen sieht, noch vorhanden ist. Und diese ist doch in der That der letzte Rest der ursprünglich die ganze Bauchfläche einnehmenden großen Oeffnung im Ektoderm, die wir eben als Blastoporus bezeichneten.

Ich muß schon an dieser Stelle eine Organanlage behandeln, die zwar bei Rhabditis nigrovenosa auf dem Gastrulastadium nicht mehr in der oberflächlichen Schicht liegt, der aber von zur Strassen und Boveri für Ascaris megalocephala eine sehr wesentliche Bedeutung beim Gastrulationsprozeß zugesprochen wird. Ich meine die Stomatodäumanlage. Ich finde dieselbe als kleinzelliges Material, welches sich während des Verschlusses der Gastrula aus wenigen bestimmt gelagerten Zellen durch rege Teilung entwickelt hat, vom Ektoderm überwachsen und in das Blastocöl versenkt. Auf der Ventralseite füllt sie dessen vorderes Drittel aus, nach der dorsalen verjüngt sie sich und ist hier nur im vordersten Teil der Leibeshöhle vorhanden, während ihr hinterer Abschnitt vom Entoderm überlagert wird (Fig. 1a, 3). Fig. 3 läßt deutlich erkennen, wie die Stomatodäumanlage durch die von den Seiten hinübertretenden Ektodermzellen bereits von der Außenwelt abgeschlossen

worden ist. Auf das weitere Verhalten dieser Schlundanlage wird weiter unten eingegangen werden, hier war sie nur so weit in Betracht zu ziehen, als ein prinzipieller Gegensatz zu der Ascaris megalocephala nach den Angaben von zur Strassen und Boveri vorhanden zu sein scheint. zur Strassen giebt nämlich an, daß die Stomatodäumzellen nur zur Hälfte, nämlich 4 Stück, beim Verschluß der Gastrula in die Tiefe versenkt werden, wie alle anderen Organanlagen, daß dagegen die 4 jüngeren im Ektodermverbande liegen bleiben und so die Oberfläche der Gastrula bilden helfen. Während zur Strassen auf diesem Punkte seine Betrachtung abschließt, geht Boveri weiter und schildert noch das Entstehen einer erst leichten Einziehung in der Längsrichtung des Embryos, die zu einer Einstülpung sich vergrößert und die Bildung des Stomatodäums darstellt. Diese nach hinten bis hinter die Urgeschlechtszellen reichende Einziehung führt dann auch diese Zellen mit in die Tiefe, und erst dann werden sie vom Ektoderm überdeckt. Ein derartiges Vorkommen muß ich für Rhabditis nigrovenosa mit aller Entschiedenheit in Abrede stellen; die Anlage des Stomatodäums wird wie diejenige aller anderen Organe vom Ektoderm überdeckt. Der eventuelle Einwand, ich könnte den von Boveri beschriebenen Vorgang übersehen haben, muß in Rücksicht auf meine zahlreichen Schnittpräparate jedes Stadiums als ungerechtfertigt erscheinen. Auffällig ist nur, daß sich solche Verschiedenheiten in der Klasse der Nematoden ausbilden konnten.

Eine Angabe Goette's bedarf noch der Berichtigung. Goette spricht nämlich auf p. 65 davon, daß „zwischen den Entodermzellen eine mediane Spalte entsteht, welche sich zu einer, wenngleich vergänglichen, Urdarmhöhle erweitert", und bildet dementsprechend auch eine ganz ansehnliche Urdarmhöhle in seinen überaus schematischen Figg. 24, 26, 29 ab. Wie gesagt, ist ein derartiges Auseinanderweichen der Entodermzellen nicht einmal andeutungsweise vorhanden, im Gegenteil schließen die Entodermzellen in der Achse vollständig lückenlos aneinander an.

2. Die Anlage des Stomatodäums.

Boveri macht, wie erwähnt, die Angabe, daß die schon auf frühen Stadien angelegten Stomatodäumzellen beim Verschluß der Gastrula im Ektoderm liegen bleiben und sich hier zunächst vermehren. Demgegenüber soll nach zur Strassen nur die Hälfte

dieser Zellen an der Oberfläche der Gastrula liegen bleiben, die andere dagegen in die Tiefe verlagert werden. Er verfolgte aber die Bildung des Schlundes nicht weiter und spricht nur die Vermutung aus, daß sich weiter keine anderen Zellen an derselben beteiligen. Boveri beschreibt dagegen in der Region, in der die „Stomatoblasten" liegen, die schon oben erwähnte Einsenkung, die sich vertieft und nun als Rinne an der Ventralseite markiert. Eine von hinten nach vorn vorwachsende „Ektodermlippe" soll dann diese Einstülpung überwuchern und ins Innere des Embryos verschieben. Diese Einstülpung stellt dann den Schlund dar. Boveri neigt nun auf Grund seiner Figuren zu der Annahme, daß bei der Bildung des Stomatodäums auch Ektoderm mit in die Einstülpung hineingezogen werde; das ist eine Frage, die, wie mir bei Betrachtung der Zeichnungen Boveri's scheinen will, bei Ascaris megalocephala überhaupt nicht mit Sicherheit zu entscheiden sein wird, weil eben keine scharfe Grenze zwischen beiden Zellkomplexen gegeben ist, sondern der eine in den anderen übergeht.

In dieser Beziehung stellt Rhabditis nigrovenosa jedenfalls ein viel deutlicheres Objekt dar, denn wie ich schon beim Verschluß der Gastrula dargethan habe, wird alles, was später im Innern des Körpers liegen soll, vom Ektoderm umschlossen und so auch die Stomatodäumanlage. Die eingeschlossenen, sich lebhaft teilenden Stomatodäumzellen liegen anfangs unregelmäßig angeordnet im vorderen Drittel der primären Leibeshöhle. Diese regellose Anordnung der einzelnen Zellen wird jedoch bald von einer vollkommen geordneten ersetzt, denn wir sehen (Fig. 5a), wie die Stomatodäumzellen zur Bildung einer zweischichtigen Platte zusammentreten, welche median im vorderen Drittel des Embryos liegt, ventral dem Ektoderm aufsitzt, die dorsale Wand esselben jedoch nicht erreicht. Ebenso läßt sie lateral zwischen sich und dem Ektoderm breite Lücken frei, die aber zum größten Teil vom Mesoderm eingenommen werden. Die beschriebene zweischichtige Platte entfernt sich nun allmählich von der ventralen Wand des Ektoderms und nimmt dabei immer mehr die Form eines kurzen massiven Cylinders an, der sich vom Vorderende des Embryos bis zum Beginn des entodermalen Darmes durch die primäre Leibeshöhle erstreckt. Diese Abrundung wird dadurch herbeigeführt, daß die beteiligten Zellen sich radiär um eine Längsachse anordnen und so die Form abgestutzter Pyramiden annehmen. Ein Hohlraum, wie ihn Boveri für Ascaris megalocephala angiebt, fehlt sowohl auf allen bisherigen als auch noch

viel späteren Stadien der Schlundanlage. Die Richtigkeit aller dieser Angaben beweisen die Figg. 5a, 6a, 6b, 7, 10, 11, 18. Wenn ich oben von einer sich bis zum Vorderende des Wurmes erstreckenden Stomatodäumanlage sprach, so bleibt zu bemerken, daß dieselbe nicht in der Mitte der Scheitelfläche mit dem Ektoderm in Verbindung tritt, sondern kurz vorher nach der Ventralseite abbiegt, wie es die Figg. 6a, 6b, 7 anschaulich machen. Unterdessen haben auch alle anderen Zellen, auch die des Ektoderms sich vermehrt und regelmäßig angeordnet, und es erfolgt nunmehr die Streckung des Embryos. Diese Streckung in die Länge ist mit einer Verminderung des Querdurchmessers verbunden und vollzieht sich wohl am auffälligsten an der Schlundanlage, deren Form dabei immer schlanker wird (Fig. 7, 12 u. s. w.). Das Vorderende der Schlundanlage verlötet mit dem Ektoderm. An dieser Stelle, die, wie oben gesagt, der anfangs ventralen Seite genähert lag, bildet sich dann eine dellenförmige Einsenkung aus, und nun tritt mit dem Beginn des Wachstums eine allmähliche Verschiebung derselben gegen die Spitze des Wurmes ein (Fig. 13, 14), so daß schon auf dem der Fig. 15 entsprechenden Stadium ihre definitive Lage in der Mitte der Scheitelfläche des Wurmes erreicht ist. Erst verhältnismäßig spät macht sich an der schon beträchtlich gestreckten Schlundanlage eine Einschnürnng bemerkbar (Fig. 19), so daß vor und hinter derselben zwei Verdickungen entstehen, von denen besonders die hintere, an das Ektoderm stoßende, durch ihre Mächtigkeit hervortritt und sich scharf gegen letzteres absetzt. Diese Verdickungen stellen die späteren Pharyngealbulbi dar; der vordere flacht sich bei zunehmender Streckung wieder mehr ab und geht in eine Spindelform über, während der hintere auch beim ausgebildeten Wurm noch seine kurze, kugelige Form besitzt und sich gegen den Darm mit einem scharfen Kontur abgrenzt, so daß das Gesamtbild des fertigen Schlundes das einer kurz vor dem verdickten Ende etwas eingeschnürten Keule ist.

Die Entstehung und das weitere Schicksal der Schlundanlage ist schon von Goette ziemlich eingehend behandelt worden. Nach ihm zerfällt der Verdauungstraktus in vier Teile: Vorder-, Mittel- und Enddarm, alle drei entodermaler Abkunft, zu welchen am Vorderende noch der Schlund hinzutritt, der aus einer Einsenkung des Ektoderms hervorgeht, die dann trichter- und grubenförmig wird und dann in den Vorderdarm durchbricht. „Doch verwischt sich . . . . in kurzer Zeit die Grenze zwischen der ektodermalen

Einstülpung (Schlund) und dem entodermalen Darmteile (Vorderdarm), und bei den zum Ausschlüpfen reifen Tieren erscheint der ganze vordere Darmteil als eine einheitliche Bildung mit einer hinteren kugeligen und einer spindelförmigen vorderen Anschwellung.“ Allein die in dem letzten Satze niedergelegte Beobachtung der gleichmäßigen Beschaffenheit des Schlundes und sogenannten Vorderdarmes (von dem GOETTE selbst zugiebt, daß er damit den 2. Pharyngealbulbus meine), hätte doch Zweifel in ihm entstehen lassen müssen, ob denn zwei sich so ähnliche Organabschnitte wirklich aus verschiedenen Anlagen hervorgehen konnten. Irrtümlich ist auch die Angabe, daß im Vorderdarme das Lumen des Urdarmes erhalten bleibe, während es im Mittel- und Hinterdarm mit zunehmender Streckung wieder verschwinde. Ich habe schon oben gezeigt, daß ein Urdarmlumen überhaupt niemals vorhanden gewesen ist.

Die Arbeit WANDOLLECK's lehnt sich auch in diesem Punkte wieder so an die GOETTE's an, daß ich nach dem Vergleich der Befunde dieses letzteren Forschers mit den meinigen eine Widerlegung auch seiner Angaben mir versagen darf.

ZUR STRASSEN erkannte schon, daß die beiden ersten Abschnitte des Digestionstraktus nicht, wie GOETTE will, getrennt aus Ekto- und Entoderm ihre Entstehung nehmen, sondern auf Grund ihrer übereinstimmenden histologischen Merkmale als einheitliche Bildung aufzufassen sind, und zwar spricht er sich, da er von der Präformierung dieser Anlage noch nichts wußte, für eine Abstammung vom mittleren Keimblatte aus. Die späteren Untersuchungen haben ihm ja insofern recht gegeben, als durch sie die gemeinsame Abstammung sowohl des Mesoderms als auch des Stomatodäums von einer einzigen Zelle erwiesen wurde. Eine Beteiligung des Ektoderms an der Schlundbildung möchte ich nur soweit als vorhanden annehmen, als es sich um den erst später auftretenden, beim ausgewachsenen Tier von parallelen geraden Wandungen begrenzten Mundbecher handelt, dessen Chitinauskleidung so kontinuierlich in die Cuticula der Körperoberfläche übergeht, daß man den Eindruck bekommt, daß an ihrer Bildung eine geringe Ektodermeinsenkung beteiligt sein muß.

3. Das Ektoderm und seine Derivate.

Wie gelegentlich schon erwähnt, bildet das Ektoderm unmittelbar nach dem Verschluß der Gastrula die noch überall einschichtige äußere Hülle des Embryos. Die Zellen dieses Keimblattes lassen

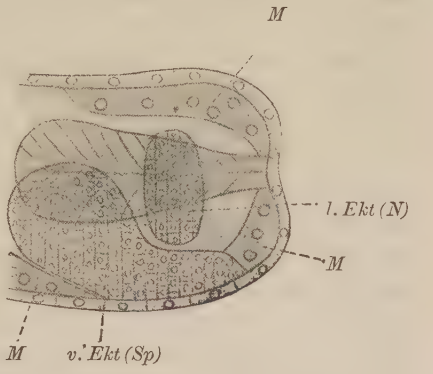
in den verschiedenen Körperregionen beträchtliche Unterschiede in Größe und Inhalt erkennen; diejenigen des Hinterendes sind nämlich umfangreicher und zeichnen sich durch reichen Dottergehalt vor denen der übrigen Körpergegenden aus. Daher erscheinen die Zellen dieses „tertiären und quaternären Ektoderms" früherer Beobachter bei Färbung mit Orange G intensiv ockerfarben. Kernstruktur und Chromatingehalt sind dagegen überall gleich. Diese histologischen Verschiedenheiten gleichen sich nun bei zunehmendem Wachstum während der folgenden Zellteilungen allmählich aus, doch lenkt nun ein anderer Vorgang im vorderen Körperabschnitt unsere Aufmerksamkeit auf sich. Auf der linken Seite der Fig. 9 sieht man nämlich, wie einige Ektodermzellen nur noch mit spitzen Fortsätzen die Körperfläche berühren und sich mit ihrem breiten Teil verhältnismäßig weit nach innen, dem Mesoderm zu, vorwölben. Die eine dieser Zellen hat den Zusammenhang mit der Außenfläche des Embryos schon ganz aufgegeben. Sie stellt das bei der Teilung einer Ektodermzelle nach der primären Leibeshöhle zu abgeschnürte Element dar. Auf der rechten Seite spielt sich ein solcher Vorgang gerade ab, indem die Teilungsrichtung parallel zur Oberfläche des Embryos verläuft. Die diese Zellen vom Stomatodäum trennende Zellplatte stellt, wie aus einem Vergleich mit Fig. 6a ohne weiteren Beweis hervorgeht, den auf einem Querschnitt getroffenen Mesodermverband dar. In der Fig. 6a ist derselbe Wucherungsprozeß im Ektoderm im Frontalschnitt getroffen; wenn auch infolge der angewandten Färbung die Zellgrenzen nicht gut sichtbar geworden sind, so tritt doch besonders auf der einen Seite des Präparates die Zweischichtigkeit des Ektoderms deutlich hervor. Im Anschluß an Fig. 6a und 7 habe ich nur von einer „lateralen" Ektodermwucherung gesprochen, doch muß ich schon hier hervorheben, daß wir außer dieser noch eine zweite, an der Ventralseite einsetzende, zu unterscheiden haben. Dieser letzteren gebe ich, um Verwechselungen vorzubeugen, wegen ihres späteren Verhaltens die Bezeichnung „ventrolaterale" Ektodermwucherung.

Um ein klares Bild der auf den ersten Blick etwas verwickelten Lageverhältnisse zu geben, ist bei jedem Schnitt die Angabe erforderlich, aus welcher Region des Kopfabschnittes er stammt. Außerdem werde ich vergleichend auf die zugehörigen Totalbilder verweisen. Ich kehre nun zur Betrachtung der lateralen Wucherung zurück. Fig. 10, der zweite Schnitt einer Serie von 4 Schnitten durch den Kopfabschnitt eines etwas älteren Stadiums

als das der Figg. 6a und 7, zeigt eine Weiterbildung der lateralen Ektodermwucherung insofern, als diese schon aus einer größeren Zahl von Zellen besteht, die in ihrer Gesamtheit deutlich die Tendenz erkennen lassen, sich in dorsaler Richtung zwischen Mesoderm und Schlund einzuschieben. In Fig. 11, die den 3. Schnitt einer Serie von 5 Schnitten durch den Kopfabschnitt eines der Fig. 14 entsprechenden Embryos wiedergiebt, sieht man, daß die laterale Wucherung auf die Seitenwände beschränkt ist, sich aber jederseits nach der dorsalen Seite etwas weiter vorgeschoben hat. Scharf grenzt sie sich gegen das Mesoderm ab, desgleichen trennt eine deutliche Lücke sie von der sofort zu erklärenden ventrolateralen Wucherung.

Während in Fig. 9 noch nichts von letzterer zu erkennen war, ist dieselbe in dem ventralen Abschnitt der Fig. 10 schon vorhanden, doch läßt ihre geringe Mächtigkeit und der Vergleich mit Fig. 9 den Schluß zu, daß sie etwas später als die laterale Wucherung einsetzt. Mehrschichtig schon finden wir sie Fig. 11 wieder, wo sie weit gegen den Schlund vorspringt. Untersucht man die folgenden Schnitte der Serie, so findet man auf dem nächsten, daß diese ventrolaterale Wucherung an der seitlichen Kopfwand links und rechts emporsteigt und eventuell schon in zwei seitliche Hälften sich geteilt hat (Fig. 18). In dieser Figur — der betreffende Schnitt ist etwas schräg von rechts nach links geführt — ist zugleich auf der rechten Seite das hintere Ende der lateralen Wucherung erkennbar, von der ventrolateralen auch hier durch einen Zwischenraum getrennt. Einen noch weiter nach hinten gelegenen Schnitte ist Fig. 20 entnommen, wo der Zwischenraum zwischen den beiden Partien der ventrolateralen Wucherung sich bedeutend verbreitert hat und bis auf zwei Spalträume von Mesoderm erfüllt ist. Daß die ventrolaterale Wucherung auch weiter nach vorn reicht als die laterale, zeigen die ersten Schnitte der Serie, ihre Ausdehnung nach hinten erläutert Fig. 12. Man sieht darin, daß das hintere Ende der ventrolateralen Wucherung mit dem des Schlundes ungefähr zusammenfällt. Der Schnitt, den Fig. 12 abbildet, ist in frontaler Richtung etwas schräg geführt, denn auf der einen Seite ist außer der lateralen auch die ventrolaterale Wucherung, auf der anderen dagegen auch der dorsale Teil der ersteren getroffen. Mit dem Auftreten der beiden Ektodermwucherungen sind Verschiebungen der benachbarten Teile des mittleren Keimblattes verbunden, die später zu besprechen sind. Die geschilderten Lageverhältnisse werden bei Betrachtung

der beistehenden Textfigur vollkommen klar werden. Die Abbildung stellt einen optischen Sagittalschnitt dar, wie ihn ungefähr Fig. 15 zeigt; die Ektodermwucherungen habe ich in seitlicher Ansicht eingetragen. Den Figg. 11 und 12 entsprechend, ist die laterale Wucherung *l. Ekt (N)* zu sehen, unter derselben, weiter nach vorn vorspringend, die größere ventrolaterale Wucherung *v. Ekt (Sp)*, die



Die nach dem optischen Längsschnitt eingezeichneten Teile sind dunkel gehalten. *M* Mesoderm, *l. Ekt (N)* laterale Ektodermwucherung (Nervenring), *v. Ekt (Sp)* ventrolaterale Ektodermwucherung (Speicheldrüse).

sich dann nach hinten über den größten Teil der seitlichen Kopfwand ausdehnt, aber kaum über das hintere Ende des Schlundes hinausgeht. Dorsal sind unter dem Ektoderm die hierher verschobenen Mesodermzellen im optischen Sagittalschnitt erkennbar; desgleichen sind vor und im hinteren Abschnitt auch unter der ventrolateralen Ektodermwucherung einige Angehörige des mittleren Keimblattes eingetragen, entsprechend den Figg. 12 und 15.

Es entsteht nun die Frage: was wird aus den beschriebenen Ektodermwucherungen? Alle Autoren, die bisher darüber gearbeitet haben, sind (mit Ausnahme von zur Strassen) sich in der irrigen Anschauung einig, daß es sich hier nur um die Anlage des Centralnervensystems handeln könne, doch bestehen bezüglich der Details zwischen ihnen die größten Kontroversen.

Ganin geht von einer aus 4 Abschnitten bestehenden „Verdickung des Ektoderms an der Kopfhälfte“ aus und fährt dann fort: „Die länglichen, walzenförmigen Anlagen des Nervensystems differenzieren sich zu den sog. Ganglia lateralia, aus der Rückenverdickung entwickelt sich die Rückenhälfte des Nervenringes. Das Bauchganglion wird viel später bemerkbar als Verdickung der anderen Rückenhälfte des Ringes“ (?). Ganin hat also, wie sich des näheren noch aus der folgenden Darstellung des Mesoderms ergeben wird, sowohl das dorsale als auch das ventrale Mesoderm

zum Ektoderm gezogen, daneben aber auch übersehen, daß die Ektodermwucherungen in der beschriebenen Weise lateral und ventral angelegt werden.

Goette beschreibt eine Ektodermwucherung, die nur im Umkreise des Mundes entstehen und sich in der Weise zum Nervensystem differenzieren soll, „daß die kürzere dorsale oder prä-pharyngeale und die merklich längere ventrale oder postpharyngeale Masse sich früher ablösen als die sie verbindenden Seitenteile". Weiterhin stellt er es als wahrscheinlich hin, daß der längste ventrale Abschnitt zu den Ganglia lateralia, der dorsale zum Ganglion dorsale wird.

Hallez läßt den Nervenring aus einer Einwucherung von Ektodermzellen hinter der „Mundeinstülpung" entstehen: „Le collier nerveux périœsophagienne de ces derniers (Nématodes) se forme par refoulement de certaines cellules exodermiques, et le système nerveux ainsi constitué marque la limite entre l'œsophage d'origine exodermique et l'intestin antérieure d'origine endodermique." Gemeint ist die Grenze zwischen dem angeblich ektodermalen 1. Bulbus und dem angeblich entodermalen 2. Bulbus.

Wandolleck spricht von einem „reifenartigen Zellmantel ektodermaler Entstehung" und läßt daraus den Nervenring im „ganzen Umkreis der Körperverdickung" hervorgehen.

Der einzige, der erkannte, daß die Bildungen im Kopfabschnitt nicht nur der Entstehung des Nervenringes dienen sollen, war zur Strassen (Bradynema rigidum). Derselbe findet auf einem bestimmten Stadium das Centralnervensystem als eine „das Stomatodäum ringförmig umfassende Zellenmasse". Ihre Ablösung vom Ektoderm stellt er als „wohl nicht zweifelhaft" hin, da er sie aber durch Mesoderm davon getrennt findet, so ergeht er sich in „Vermutungen, auf die er selbst nicht allzuviel Wert legen möchte", wie dieselbe an diese Stelle gelangt sein könnte. Dieser Forscher hat also den Beginn der Bildung nicht beobachtet und bringt daher für die Entwickelungsgeschichte nichts Neues. Nun aber verfällt er in einen Irrtum, indem er das Mesoderm „eine massive, hell durchscheinende Zellmasse" bilden läßt, „welche endlich den ganzen Kopfabschnitt ausfüllt". Im Verlauf der weiteren Entwickelung sollen daraus „zwei besonders hinter dem Nervenring starke seitliche Polster" hervorgehen.

Gegenüber diesen Angaben von zur Strassen verweise ich nochmals auf meine Figg. 6a, 9, 10, 11 u. s. w., die keinen Zweifel darüber zulassen, daß das, was er als „seitliche Polster" bezeichnet,

nämlich die bereits zweilappige Wucherung, nicht mesodermalen, sondern ektodermalen Ursprunges ist.

Boveri bildet den Beginn der Ektoblastverdickung in seinen Figg. 33a und 33d ganz richtig ab und bemerkt dabei, daß sie später noch auffallender werde, um sich mit der Streckung des Körpers allmählich wieder zu verlieren. Er vermutet, daß sie mit der Bildung des Centralnervensystemes in Zusammenhang zu bringen sei. Da seine Arbeit mit dem Verschluß der Gastrula abschließt, so liegen keine weiteren Angaben von ihm über diesen Punkt vor.

So weit die einschlägige Litteratur, die beweist, wie groß die Verschiedenheit in der Auffassung der in Frage kommenden Gebilde ist; sind doch unter allen angeführten Mitteilungen kaum zwei, die sich miteinander vollständig in Einklang bringen ließen.

Es schien nicht unwahrscheinlich, daß es gelingen würde, die beim ausgewachsenen Tier vorhandene Speicheldrüse mit der als ventrolaterale Ektodermwucherung bezeichneten Bildung in genetischen Zusammenhang zu bringen. Die Darstellung der letzteren wurde oben auf dem Stadium der Fig. 20 abgebrochen, wo sie in ihrem größten Teile sich bereits in zwei Hälften gespalten hatte, die durch das vorrückende Mesoderm weiter getrennt und seitlich verlagert werden. An der Stelle, an der die laterale Wucherung liegt, biegen sie nach der ventralen Seite aus, wo sie zu dieser Zeit noch miteinander in Verbindung stehen. Mit zunehmender Streckung erfolgt nun die Ausbildung der Einschnürung an der Schlundanlage. Die hier liegende laterale Wucherung löst sich vom Ektoderm ab, tritt allmählich in die Einschnürung hinein und bildet hier, wie weiter unten auseinandergesetzt werden soll, den Nervenring. Der Raum zwischen Leibeswand und Schlund wird also an dieser Stelle frei, und gleichzeitig damit geht die Spaltung der ventrolateralen Wucherung nach vorn weiter. Ihre beiden Hälften rücken auseinander und legen sich in der Längsrichtung an die seitliche Kopfwand an. Dann folgt die von hinten nach vorn fortschreitende Ablösung der nun paarigen Anlage vom Ektoderm, und wenn dann noch ihr vorderes Ende jederseits mit dem Endabschnitt des 1. Bulbus in Verbindung getreten ist, ist die Entwickelung der Speicheldrüsen in ihren Hauptzügen vollendet.

Es dürfte angebracht sein, an dieser Stelle einige Worte über die Topographie der ausgebildeten Speicheldrüsen, die für Rhabditis nigrovenosa bisher von keinem Forscher erwähnt sind, anzufügen. Es möge dazu Fig. 30 dienen, die einen optischen Frontalschnitt durch den ca. 160 μ langen Kopfabschnitt einer

2 Tage alten weiblichen Rhabditis von 700 μ Länge wiedergiebt. Seitlich neben dem Schlunde, den Raum zwischen diesem und der Leibeswand größtenteils ausfüllend, finden wir je ein langgestrecktes Organ, dessen traubige Beschaffenheit gleich den drüsigen Charakter verrät. Das ist die paarige Speicheldrüse, die sich vom Ende des 1. Bulbus über die Einschnürung und den hier liegenden Nervenring hinweg bis hinter den 2. Bulbus erstreckt. Vorn läuft sie spitz aus und geht jederseits in einen feinen Kanal über, der die Wandung des 1. Bulbus durchsetzt und sich deutlich bis ins Lumen desselben verfolgen läßt. Der Querschnitt, der der Fig. 37 zur Grundlage diente, zeigt das Verhältnis der paarigen Speicheldrüse zu den umliegenden Geweben an der Stelle ihrer stärksten Ausbildung, nämlich kurz hinter dem Nervenring.

Nachdem so die Frage nach der Bedeutung der ventrolateralen Wucherung ihre Erledigung gefunden, fehlt noch der Beweis für die weiter oben gelegentlich aufgestellte Behauptung, daß aus der lateralen Wucherung das Centralnervensystem hervorgehe. Während in Fig. 18 die laterale Wucherung der einen Seite einen im ganzen noch kompakten Eindruck macht, ist auf der anderen Seite ihr hinterstes Ende getroffen, und man sieht eine Zelle im Begriff aus dem Ektodermverbande herauszutreten. Von dieser Zelle geht eine Faser über den Schlund hinweg. Etwas älter ist das Stadium der Fig. 19, in der der Oesophagus bereits 2 durch eine deutliche Einschnürung getrennte Bulbi aufweist. Im Bereich dieser Einschnürung ist die laterale Wucherung schon gelockert, und ihre Zellen haben offenbar das Bestreben, an den Schlund heranzutreten. Das ist vollzogen in Fig. 21, die einen optischen Sagittalschnitt durch den Kopfabschnitt einer ca. 250 μ langen Rhabditis zur Anschauung bringt. Hier haben sich diese Zellen schon zu einem die Einschnürung vollständig umfassenden Ringe angeordnet, der sich sowohl gegen den Schlund, der hier eine Länge von 55 μ besitzt, einerseits als auch gegen das umgebende Mesoderm anderseits scharf abgrenzen läßt. Die Speicheldrüsenanlage ist im optischen Sagittalschnitt wegen ihrer nun mehr lateralen Lage nicht zu sehen.

Es sei hier kurz der Gegensatz zwischen den Mitteilungen früherer Beobachter, wie sie in dem obigen Litteraturauszuge enthalten sind, und meinen eigenen Feststellungen charakterisiert. Während die einen (Ganin, Goette) das Centralnervensystem aus vier Abschnitten entstehen lassen, nehmen die anderen (Hallez, Wandolleck) eine ringförmige Ektodermwucherung für das Bildungs-

material des Nervenringes. zur Strassen drückt sich nicht bestimmt aus. Dagegen gipfelt die Schilderung, wie ich sie gegeben habe, in folgendem:

1) Das Centralnervensystem besteht in seiner Anlage aus zwei lateralen Ektodermwucherungen.

2) Diese haben ursprünglich ihre Lage im Bereich des zweiten Viertels des Schlundabschnittes.

3) Im Verlauf des Wachstums und der Körperstreckung wird die Anlage weiter nach hinten verlagert, so daß der definitive Nervenring in die Einschnürung zwischen die beiden Bulbi zu liegen kommt.

Auf dem Querschnitt durch den Kopfteil einer zum Ausschlüpfen reifen Rhabditis (bei welcher der Nervenring schon differenziert ist) hat sich das Bild erheblich geändert (Fig. 22a u. b). Einmal ist der Durchmesser bedeutend geringer geworden, ja fast auf die Hälfte seiner früheren Ausdehnung herabgesunken; dagegen hat sich der Kopfabschnitt stark gestreckt und eine gegen früher bedeutende Länge (110 μ) erreicht; dementsprechend erscheint die den Raum zwischen Schlund und Körperoberfläche ausfüllende Zellmasse gezerrt, da ihre einzelnen Bestandteile nicht mehr so innig miteinander zusammenhängen, wie das früher der Fall war. Es scheint, als ob mit zunehmender Streckung des Körpers die Vermehrung der in die Ektodermwucherung eingegangenen Zellen nachgelassen habe. Man sieht in Fig. 22a u. b in dieser Kopfzellmasse, nach der Terminologie zur Strassen's, keine deutlichen Zellgrenzen; die Lage der Zellen wird nur durch die Kerne angedeutet, die in einer durchsichtigen, nur wenige plasmatische Faserzüge enthaltenden Grundmasse suspendiert zu seinen scheinen. Dasselbe unklare Bildnis erhalten wir bei Betrachtung einer eben ausgeschlüpften Rhabditis (Fig. 29). Außer dem bereits fertig ausgebildeten Nervenring ist weiter nichts zu erkennen als seitwärts vom 1. Bulbus die einschichtige Muskulatur; in der dahinter liegenden Region dagegen ist wohl die Mehrschichtigkeit der Kerne, aber keine deutlich abgegrenzte Organanlage zu unterscheiden.

Wir kehren nun zur Betrachtung der ektodermalen Körperoberfläche zurück, die wir auf einem Stadium verlassen haben, auf dem sie durch überall nahezu gleich große Zellen gebildet wurde. Nur im Kopfabschnitt macht sich mit dem Hervortreten der Ektodermwucherung ein geringer Unterschied der Größe der Zellen auf der dorsalen und ventralen Hälfte bemerkbar derart

daß mit der lebhaften Vermehrung der Elemente der ventralen und lateralen Partie auch eine Verkleinerung eintritt (Fig. 10, 11). Bei der Vergrößerung des Embryos werden die vorher nach innen und außen zu rundlich vorspringenden Ektodermzellen allmählich flacher, während gleichzeitig ihr Längsdurchmesser größer wird. Das ist auch anfangs nicht weiter auffällig, da ja alle Zellen des heranwachsenden Embryos bei der Streckung sich abflachen müssen, aber Hand in Hand damit geht eine langsam sich vollziehende Rückbildung dieser Ektodermelemente. Schon wenn der Embryo eine Länge von ca. 250 μ erreicht hat, ist die Abflachung des embryonalen Epithels so bedeutend geworden, daß seine Zellgrenzen überhaupt nicht mehr deutlich sichtbar zu machen sind; man bemerkt nur eine schmale, feingekörnte, helle Zone, die Farbstoffe nur noch mit Mühe aufnimmt und der Cuticula, deren Bildung mittlerweile begonnen hat, fest anliegt. Der Nachweis der kleinen Kerne ist ebenfalls mit Schwierigkeiten verbunden (vergl. die gleichalterigen Stadien der Figg. 16 u. 21). Auf Schnitten gelingt es auch später noch, bei einer kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Rhabditis, stellenweise in dieser dünnen Ektodermschicht einen Kern sichtbar zu machen, der dann eine flache Einbuchtung der ektodermalen Zone nach innen veranlaßt (Fig. 27 u. 28). Damit noch nicht genug, geht die Reduktion des Ektoderms noch weiter, und das Resultat ist, daß auf dem Stadium, wo der Embryo die Eischale verläßt, um frei beweglich seine weitere Entwickelung durchzumachen, unter der Cuticula nur noch eine ganz feine Schicht vorhanden ist, in der ich trotz eifrigen Suchens keine Kerne mehr auffinden konnte.

Goette widmet dem Schicksal des äußeren Keimblattes eine längere Betrachtung. Er giebt dabei an, daß der Embryo schon auf Stadien, wo der „Schwanzabschnitt sich eben gegen den Bauch umgeschlagen hat", kleine Bewegungserscheinungen erkennen läßt; ferner soll zu dieser Zeit schon eine Cuticula vorhanden sein, an welche das Ektoderm festonartig (Fig. 34) angeheftet ist. „Das Ektoderm erscheint daher als das aktive Bewegungsorgan des Embryos, die Cuticula als das zugehörige äußere Skelet." Ein derartiges Stadium bilden meine Figg. 14 u. 15 in toto ab, doch will es mir nicht gelingen, weder in diesen Präparaten noch an den zahlreichen Quer- und Längsschnitten durch solche Embryonen das Vorhandensein einer Cuticula nachzuweisen. Wie oben angegeben, bildet sich dieselbe erst viel später, aber auch dann war es mir nicht möglich, eine derartige Anheftung, wie sie G. be-

beschreibt und schematisch abbildet, aufzufinden. Die Bewegungen, die G. auf den bezeichneten Stadien gesehen hat, veranlassen ihn, von dem Ektoderm als dem aktiven Bewegungsorgan des Embryos zu reden. Derartige Bewegungserscheinungen habe ich nicht beobachtet, doch will ich ihr Vorkommen nicht in Abrede stellen.

Die Befunde zur Strassen's an Bradynema rigidum decken sich bezüglich des Ektoderms vollständig mit den meinigen. Es erscheint daher überflüssig, näher darauf einzugehen.

4. Das Entoderm.

Das Entoderm, welches bestimmt ist, den Darm zu bilden, setzt sich auf dem Stadium, wo es ins Innere der Gastrula verlagert wird, aus 16 Zellen zusammen, die anfangs unregelmäßig angeordnet sind. Langsam kommt nun die Gastrula zum Verschluß, und während dieser Periode findet eine lebhafte Vermehrung der Entodermzellen statt. Dabei ordnen sie sich um die Längsachse an, und zwar in 4 allerdings unregelmäßigen Reihen, deren einzelne Glieder teilweise miteinander alternieren. Man findet nämlich auf Querschnitten sowohl 3 als auch 4 und 5 Entodermzellen vor. Unterbrochen wird diese Anordnung nur am Beginn des hinteren Körperdrittels, an der Stelle, wo die Urgeschlechtszellen in die Gastrula eingesenkt worden sind; dieselben verdrängen hier die beiden ventralen Zellreihen und schieben sich bis zu dem späteren Darmlumen vor, wo sie mit den beiden dorsalen Zellreihen zusammenstoßen. In der hinter dieser Stelle gelegenen Region sind, wie Totalpräparate zeigen, nur 2 Zellreihen am Aufbau des Urdarmes beteiligt. Der Entodermverband macht auf Totalpräparaten den Eindruck, als wäre er von vorn nach hinten zusammengestaucht, denn seine einzelnen Elemente sind verhältnismäßig hoch und springen nach der Leibeshöhle mit starker Rundung vor. Ein Urdarmlumen, wie es Goette beschreibt, findet sich nicht. Am vorderen Ende tritt das Entoderm mit dem Stomatodäum in Verbindung, im Schwanzabschnitt setzt sich an dasselbe eine Wucherung des Mesoderms an, die zur Bildung des Proktodäums dienen soll (cf. unten).

Mit zunehmender Größe des Körpers findet nicht etwa eine entsprechende Vermehrung der Entodermzellen statt, sondern dieselben rücken weiter auseinander, so daß 2 Reihen alternierend aufeinander folgender Zellen entstehen. Die Zellen springen gegen

das Lumen bogenförmig vor, so daß das erst kurz vor dem Freiwerden der Rhabditis in die Erscheinung tretende Darmlumen einen geschlängelten Verlauf zeigt.

Während schon auf Querschnitten, in denen die Geschlechtsanlage nicht getroffen ist, zwischen Darm und Muskulatur kein Zwischenraum zu erkennen ist, treten an den Stellen, wo die Geschlechtszellen liegen, letztere noch zwischen beide Zellverbände hinein und pressen so deren einzelne Bestandteile auf ein geringes Maß zusammen. Es ist selbstverständlich, daß mit zunehmender Entwickelung die Geschlechtszellen, die anfangs in den Verband der Entodermzellen miteingeschlossen waren, aus demselben hinausgeschoben werden. Die Darmzellen, die sich auf späteren Stadien stets durch besondere Durchsichtigkeit hervorthaten, sind durch geringe Färbbarkeit ausgezeichnet, ferner besitzen sie einen großen blassen Kern mit starkem Nucleolus.

Die Entodermzellen sind nur bestimmt, dem Darm seine Entstehung zu geben, ein anderes Organ liefern sie nicht.

Die gegebene Darstellung stimmt mit den den „Mittel- und Hinterdarm“ betreffenden Angaben Goette's im wesentlichen überein, doch betone ich nochmals, daß ein Urdarmlumen, wie es Goette beschreibt und abbildet, niemals vorhanden ist. Die Darmanlage der Bradynema zur Strassen's ist zu wenig differenziert, als daß sie zu einer Vergleichung herangezogen werden könnte. Da sie zu keiner Zeit des Lebens in Funktion tritt, so ist sie eben nichts anderes als „eine langgestreckte, zusammenhängende Plasmamasse, in welcher 15—20 runde Kerne eingebettet liegen“.

5. Das Mesoderm und Derivate.

Nach Boveri, zur Strassen u. a. wird schon auf frühen Furchungsstadien der Eier der Nematoden seitlich von der Medianebene je eine „Urmesoblastzelle“ gebildet. Durch zweimalige Teilung gehen daraus jederseits 4 Zellen hervor, die, seitlich auf dem Entoderm liegend, bei der Umwachsung durch das Ektoderm zwischen diesem und dem Entoderm in der Tiefe der Gastrula verschwinden. Diese Mesodermzellen breiten sich nun während des Verschlusses der Gastrula in der primären Leibeshöhle aus, denn während man sie anfangs auf Querschnitten nur in der Einzahl neben dem Darm antrifft (Fig. 3, 4), sind auf Querschnitten durch Stadien, bei denen

der Blastoporus auch noch nicht vollständig verschlossen ist (Fig. 5a, b, c) jederseits 3—4 solcher Mesodermzellen zu erkennen. Es hat also in dieser Zeit eine Vermehrung derselben stattgehabt, verbunden mit einer Verkleinerung der Zellen. Das mittlere Blatt besteht nun jederseits aus einem lateralen Längsband, welches sich vom Vorder- bis zum Hinterende erstreckt (Fig. 6a, b). Durch weitere Teilung findet dann in dem hinter dem Schlundabschnitt gelegenen Körperteil eine Ausbreitung des Mesoderms ventralwärts statt, so daß es, wie bereits erwähnt, die Urgeschlechtszellen schon überwachsen hat, bevor es dem Ektoderm gelingt, die Gastrula an dieser Stelle zu verschließen. Dorsal dagegen macht das Mesoderm keine nennenswerten Fortschritte, der Rücken bleibt frei, und hier sind Ektoderm und Entoderm nur durch die primäre Leibeshöhle voneinander getrennt (Fig. 7, 8, 13 u. s. w.).

Die Vereinigung der beiden lateralen Mesodermbänder an der Ventralseite geht zunächst im hinteren Körperdrittel vor sich, denn Fig. 5c stellt den 9., Fig. 5b den 7. einer Serie von 12 Schnitten dar. Es entsteht also eine nur an der Dorsalseite offene mesodermale Zellrinne, die sich vom Schwanz bis zum hinteren Ende des Schlundabschnittes ausdehnt.

Querschnitte durch das vordere Drittel, die Oesophagealregion, zeigen anfangs auch eine Anordnung des Mesoderms in zwei laterale Längsbänder (Fig. 3, 5a, 9), die jedoch durch die oben beschriebenen Ektodermwucherungen bald eine Verlagerung erfahren in der Weise, daß die lateralen und die an der Seitenwand emporsteigenden Teile der ventrolateralen Wucherung sie in dorsaler Richtung vor sich herschieben. Den Beginn dieses Vorganges stellt Fig. 10 dar. Diese Verschiebung geht mit der Zunahme der Wucherung weiter und führt dahin, daß wir in Fig. 11 nur ein einziges mesodermales Längsband in dem dorsalen Teil des Kopfabschnittes vorfinden. Daß aber auch ein Teil der Elemente der beiden ursprünglich lateralen Mesodermbänder nach vorn in den Bereich des ersten Viertels des Kopfabschnittes verdrängt worden ist, beweist die einem etwas älteren Embryonen, als ihn Fig. 15 abbildet, entstammende Fig. 12, die zwischen Vorderende und der lateralen Ektodermwucherung jederseits 2 Mesodermzellen aufweist. Dieser Abschnitt streckt sich bekanntlich während des weiteren Wachstums besonders stark, da in ihm der lange 1. Bulbus entstehen soll, und damit geht dann auch eine Vermehrung und Ausbreitung des hier liegenden Teiles des mittleren Blattes Hand in Hand (Fig. 21, 29, 30), so daß bei der ausschlüpfenden

Rhabditis ein den 1. Bulbus umgebender mesodermaler Zellmantel vorhanden ist.

Das ventrale Mesoderm des übrigen Körpers geht in Fig. 13 und 14 nur bis an die ventrolaterale Wucherung heran, dann schiebt es sich langsam unter derselben vor (Fig. 15), während sich diese gleichzeitig in die beiden seitlichen Abschnitte spaltet. In den so entstehenden Zwischenraum wuchert das Mesoderm nun weiter vor (Fig. 20) und führt, indem es sich hier lebhaft ausbreitet, zur Bildung eines breiten, später nur durch die Bauchlinie unterbrochenen Längsbandes, wie es in voller Ausbildung Fig. 41 aufweist.

Im Schwanzabschnitt, mit welchem Ausdruck ich den zwischen dem hinteren Ende des Entoderms und der Schwanzspitze gelegenen Körperteil bezeichnen möchte, verhält sich das Mesoderm anders als im übrigen Körper. Es dehnt sich nicht allein unter dem Ektoderm rings herum aus, sondern es bildet auch eine Wucherung, die mit den letzten Entodermzellen in Verbindung tritt. So geht es zur Bildung eines Darmabschnittes über, dessen Genese von den Autoren bisher vollständig verschieden beurteilt worden ist, nämlich des Proktodäums. Man sieht nämlich bei Embryonen, deren Schwanzabschnitt gerade den Beginn der Krümmung erkennen läßt, wie in der soeben erwähnten, an das Entoderm anschließenden Mesodermwucherung eine anfangs breite Spalte entsteht, die auch das in dieser Region schon stark verdünnte Ektoderm durchsetzt. Sie ist von geraden Flächen begrenzt und läßt sich bis an das hintere Ende des großzelligen entodermalen Darmes verfolgen. Ich nehme an, daß die Bildung dieses Spaltraumes, der, wie ich kaum zu sagen brauche, nichts anderes als das Proktodäum darstellt, durch Auseinanderweichen der dort lagernden Zellen zu stande kommt. Das weitere Verhalten des Proktodäums ist in den Figg. 13—17 illustriert. In den Figg. 13 und 14 sieht man seine Anlage am Ende der sich eben umbiegenden Schwanzspitze, während das wenig ältere Stadium der Fig. 15 schon eine Verschiebung seiner Mündung auf die Ventralseite aufweist. Diese Verlagerung wird nur möglich durch weitere Ausbreitung der dorsal hinter dem Proktodäum gelegenen Mesodermelemente, die dadurch gleichzeitig eine Ausdehnung der dorsalen Wand und damit eine Verlängerung des Schwanzabschnittes herbeiführt.

Bevor ich in der Schilderung der Entwickelung des mittleren Blattes fortfahre, möchte ich kurz auf die Kontroversen eingehen,

die bezüglich der Bildung des Enddarmes der Nematoden bisher bestanden.

Bütschli und Hallez erklären das Proktodäum für entodermalen Ursprunges, desgleichen Goette bei Rhabditis nigrovenosa. Er „sah die Afteröffnung durch Auseinanderweichen der bereits sehr verkleinerten Ektodermzellen an der Körperoberfläche sich bilden". Das Hinterende der Darmanlage soll jener Oeffnung dicht anliegen und „nach der Entwickelung der Darmhöhle soll die Verbindung beider stattfinden". Zur Prüfung der Richtigkeit meiner Angaben vergleiche man meine Zeichnungen 13, 14, 15 mit Goette's Figg. 32, 33, 35. Der Vergleich ist auch noch in anderer Beziehung interessant. In seiner Fig. 33, die einen schon aus zwei gleichen Schenkeln bestehenden Wurm abbildet, ist an der umgeschlagenen hinteren Hälfte desselben überhaupt keine einzige Mesodermzelle gezeichnet, weder an der Partie, in der das kräftige Bauchmesoderm liegt, noch im ganzen Schwanzabschnitt. Das ventrale Mesoderm hat Goette offenbar übersehen, das Mesoderm des Schwanzabschnittes dagegen für Entoderm gehalten. Und wie scharf sind die Unterschiede der einzelnen Keimblätter; wie deutlich heben sich die intensiv gefärbten Mesodermzellen von den kleineren blassen Ektodermzellen und den andererseits dagegen riesengroßen und großkernigen Zellen der entodermalen Darmanlage ab!

Ganin und Natanson machen die Mitteilung, daß der After ektodermalen Ursprunges sei; ihnen scheint die schon leichter mögliche Verwechselung von Ekto- und Mesoderm passiert zu sein, denn es ist doch anzunehmen, daß die fragliche Bildung bei allen Nematoden eine gleichartige sein wird.

Die Befunde von zur Strassen entsprechen den meinigen vollkommen. Er beschreibt und bildet eine „Verdickung" ab, die die mesodermale Bauchlinie nahe dem Hinterende bildet und „mit der sich der Endabschnitt des Darmes verlötet". Ein Lumen fehlt auch in der Anlage, weil ja bei Bradynema rigidum im Zusammenhang mit der parasitischen Lebensweise der Darm funktionslos geworden ist. Gleichwohl und mit Recht wendet zur Strassen den Ausdruck „Proktodäum" auf diese Bildung an.

Auf dem Stadium, wo im Schwanzabschnitt die Bildung des Proktodäums beginnt, ist die bis dahin so rege Vermehrung der Zellen des mittleren Keimblattes des übrigen Körpers bereits schwächer geworden, immerhin aber ist sie noch thätig. Das macht sich einmal bemerklich an der Ventralseite des Kopfes

(Fig. 15), besonders stark aber im Schwanzabschnitt, wo sie erst aufhört, wenn der Embryo so weit herangewachsen ist, daß er die Eischale verlassen darf. Gleichzeitig damit ist auch eine Verkleinerung der Zellen vor sich gegangen, wie der Vergleich der Fig. 17 mit Fig. 16 darthut.

Es folgt nun die gewaltige Streckung des Körpers, und diese übt, wie auf die Zellen der anderen Keimblätter, ihre abflachende Wirkung auch auf die Mesodermzellen aus. Dieselbe Ursache bedingt eine Aenderung der Lagebeziehungen der Zellen des mittleren Blattes zu einander. Man sieht nämlich auf Querschnitten, wie die Entfernung der Kerne der einzelnen flacher werdenden Zellen voneinander größer wird. Letztere berühren sich zwar anfangs noch mit ihren verdünnten Randpartien, die sich dem Ektoderm dicht anschmiegen, aber bald löst sich auch dieser Zusammenhang, und wir finden nun die Mesodermzellen unter dem Ektoderm isoliert vor (Fig. 24a und 24b). Mit zunehmender Streckung nimmt aber der Querdurchmesser des Wurmes bedeutend ab (Fig. 25), und dabei werden die vorher auf einen großen Umkreis verteilten Mesodermzellen einander wieder genähert, und sie liegen nun eingepreßt und in die Länge gezogen zwischen Digestionsapparat und Leibeswand. Besonders stark ist die Abflachung des Mesoderms und die Verlängerung seiner Bestandteile da, wo sich zwischen ihnen und dem Darm noch die Geschlechtsorgane breit machen (Fig. 26, 36).

Das mittlere Keimblatt liefert die Muskulatur, denn wir sehen, wie seine Zellen nach der Peripherie zu feine Fibrillen ausscheiden, die dicht unter der Cuticula verlaufen. Dieselben lassen sich sehr gut sichtbar machen durch Behandlung mit Osmiumsäure. Dabei färben sie sich tiefschwarz und heben sich dann von den schwarzgrau gefärbten übrigen Zellbestandteilen scharf ab (Fig. 37).

Nach Goette leitet sich das mittlere Blatt von einer Urmesodermzelle ab, die aus dem Entodermverbande ausgetreten ist und nun durch rege Teilung zwei seitliche „Stammreihen“ liefert. Diese Anschauung, die sich in allen älteren Nematodenarbeiten wiederfindet, ist durch die neueren Untersuchungen (Boveri) endgültig widerlegt worden. Goette schildert dann weiter, wie sich einige Mesodermzellen von den beiden seitlichen Stammreihen loslösen und zum Rücken hinaufwandern, „um dort zunächst hinter dem Centralnervensystem das Blastocoeloma auszufüllen“. Es handelt sich bei diesem Vorgang aber nicht, wie oben näher

begründet, um eine aktive Wanderung, sondern es findet eine bloße Verdrängung der Mesodermzellen nach der dorsalen Seite des Kopfabschnittes statt, den sie hier vollständig ausfüllen. Die schwarz schraffierten Nervenzellen, die Goette dorsal hinter dem Munde einzeichnet, sind in Wirklichkeit ebenfalls Angehörige des Mesoderms. Das Vorrücken des ventralen Mesoderms hat G. richtig beobachtet.

Während ich in meiner obigen Schilderung von 2 seitlichen Längsbändern ausgegangen bin, nimmt zur Strassen zunächst 2 ventrale, seitlich neben der Medianebene gelegene Zellreihen an; dann füllt sich auch der dazwischen liegende Raum, und so entsteht eine „ventrale Mesodermplatte". Das Mesoderm steigt dann von der Ventralplatte aus seitlich an der Körperwand empor, „so daß eine oben offene, in ihrer Höhlung das Entoderm enthaltende Rinne entsteht". Diese soll sich dann in 3 Längsbänder, 2 breitere seitliche und ein schmales bauchständiges, auflösen, die sich hinten mit der kaudalen Mesodermverdickung vereinigen. Eine derartige Dreiteilung tritt bei Rhabditis nigrovenosa nicht ein, nur eine unregelmäßige Auflösung der mesodermalen Hohlrinne war zu beobachten. Daß zur Strassen bei der Schilderung des Mesoderms im Kopfabschnitt die ektodermale Wucherung für Mesoderm angesehen hat, wurde bereits dargethan.

6. Die Geschlechtszellen.

Schon lange vor dem Verschlusse der Gastrula hat die nach Boveri 6., nach zur Strassen 5. Generation der Stammzelle sich geteilt. In keinem der Teilungsprodukte tritt Chromatindiminution ein, und beide dokumentieren sich daher als zur Fortpflanzung bestimmte Zellen. Beide verharren, nach der Gastrulation zwischen die Entodermzellen der ventralen Seite eingekeilt, in der Querrichtung des Körpers liegend, längere Zeit in Ruhe. So finden wir die Urgeschlechtszellen in den Figg. 6b, 7, 8, 13, u. s. w. Ihre Abgrenzung von den sie umgebenden Entodermzellen ist während dieser Zeit leicht möglich erstens wegen ihres starken Dottergehaltes, zweitens der Größe ihrer Kerne und drittens der Reichhaltigkeit der Kerne an Chromatin. Erst in dem Augenblick, wo der nach dem Kopfe zu sich umschlagende Schwanzabschnitt das Vorderende fast erreicht hat, treten sie in Teilung ein, und wir finden nun 4 Geschlechtszellen.

Im Laufe der Weiterentwickelung folgen noch mehrere Teilungen, und so sind bei der die Eischale verlassenden Rhabditis ca. 16—20 Geschlechtszellen vorhanden, die in ihrer Gesamtheit eine Anlage von lang-bohnenförmiger Gestalt repräsentieren. Wenn nun LEUCKART (Parasiten, II, 1. Aufl.) die Angabe macht, „daß die Geschlechtsanlage in der Mitte des Chylusdarmes an der Bauchfläche hinzieht", so soll damit natürlich nicht gesagt sein, daß diese Stelle mit der Körpermitte identisch sei, sondern, da der Schlundabschnitt bedeutend länger ist als der Schwanzabschnitt, so findet man bei Messungen, daß in Wirklichkeit nur das Vorderende der Geschlechtsanlage in der Körpermitte liegt. Die Geschlechtszellen älterer Embryonen sind durch intensive Färbbarkeit ausgezeichnet und daher auf den ersten Blick erkennbar. Fig. 26 stellt einen Längsschnitt durch die Geschlechtsanlage einer zum Ausschlüpfen reifen Rhabditis dar. Geradlinige Konturen grenzen die Zellen gegeneinander ab, häufig zwischen sich noch einen deutlichen Spalt lassend. Das homogen erscheinende Plasma ist dunkel gefärbt, der Kern weist Chromatin in reichlicher Menge, und zwar in größeren, unregelmäßig geformten Klümpchen, auf. Einen großen Teil des Kernes nimmt endlich der Nucleolus ein, der auf dem zweizelligem Stadium der Organanlage schon stark hervortrat; seine jetzige, fast abnorm erscheinende Größe aber hat er erst während der folgenden Teilungen erreicht.

Einige Stunden nach dem Ausschlüpfen der Rhabditis macht sich eine weitere Veränderung an der Geschlechtsanlage bemerkbar (Fig. 32). Dieselbe hat sich etwas in die Länge gestreckt und so die Form eines Stabes angenommen, dessen Enden von je einer Zelle dargestellt werden, die zwar heller erscheint als die eigentlichen Geschlechtszellen, mit denselben aber in dem homogenenen Aussehen des Plasmas, sowie der Größe der Kerne und des Nucleolus vollkommene Uebereinstimmung aufweist. Diese Terminalzellen, nach der Terminologie ZUR STRASSEN's, sitzen mützenförmig der Geschlechtsanlage auf, bedecken dieselbe aber nicht unmittelbar, sondern lassen zwischen sich und der letzten Geschlechtszelle einen halbmondförmigen Zwischenraum frei. Fortsätze dieser Terminalzellen greifen schon eine Strecke weit über die Geschlechtszellen hinweg und weisen so auf die Bestimmung hin, die Wandung des späteren Ovariums zu bilden. Aehnliche, aber etwas kleinere Zellen finden sich stellenweise seitlich auf der Geschlechtsanlage, sind also offenbar von dieser abge-

schieden worden, um an der Bildung der Ovarialwandung teilzunehmen.

Bisher war in dem Aussehen der jungen Rhabditen noch keinerlei geschlechtliche Differenzierung erkennbar, dieselbe beginnt nun hervorzutreten. So finden wir denn bei einem 1 Tag alten weiblichen Exemplar (Fig. 33) die Anlage so weit gegliedert, daß wir die beiden Endabschnitte derselben, die sich hakenförmig umgeschlagen haben, als Ovarien oder besser Keimzonen bezeichnen können, während der mittlere Teil durch rapide Zellwucherung eine Doppellreihe geschaffen hat, die offenbar bestimmt ist, die von der Keimzone abgegebenen Eier aufzunehmen, also den Uterus entstehen zu lassen. Diese mittlere Region ist langgestreckt und besteht aus einer Doppelreihe eng aneinander anschließender Zellen, die bei der Weiterentwickelung sich epithelartig abflachen und schließlich nur noch eine dünne, helle, sehr schwer erkennbare Membran bilden. Auch die Bildung der Vagina geht auf diesem Stadium vor sich: 2 Zellen der mittleren Zone der Geschlechtsanlage haben sich mit der Muskulatur in Verbindung gesetzt. Zwischen sich lassen sie einen schmalen, spaltförmigən Zwischenraum frei, der das Lumen der späteren Vagina darstellt.

Nach Leuckart (Allantonema) soll die muskulöse Vagina durch Wucherung der ventralen Leibeswand, also des Mesoderms entstehen. Das kann ich für Rhabditis nigrovenosa nicht bestätigen; daß aber die Muskulatur der Leibeswand von allen Seiten keilförmig sich zwischen Cuticula und die die Vagina bildenden Zellen vorschiebt, ist in Fig. 33 zu sehen. Wahrscheinlich bewirkt die Muskulatur an dieser Stelle nur einen sphinkterartigen Verschluß der Vagina nach außen in ähnlicher Weise, wie ihn Strubell für Heterodera Schachtii in seiner Fig. 16 zur Anschauung bringt.

Die Vagina entsteht also in der Mitte der Geschlechtsanlage. Da diese Stelle aber nicht etwa mit der Körpermitte zusammenfällt, so finden wir bei der erwachsenen weiblichen Rhabditis (Fig. 39) die Geschlechtsöffnung weit hinter die Körpermitte verschoben (vergl. auch Leuckart, Parasiten, II, Fig. 109).

Zu bemerken ist noch, daß die Identität der den Uterus und die Vagina bildenden Zellen einerseits und der eigentlichen Sexualzellen andererseits durch die vollständige Uebereinstimmung der histologischen Charaktere beider Zellgruppen erwiesen ist.

Um dieselbe Zeit beginnt auch die Heranbildung des männ-

lichen Sexualapparates. Das kaudale Ende der männlichen Geschlechtsanlage tritt in lebhafte Teilung und liefert so einen zweireihigen Zellstrang, der nach dem Proktodäum zu vorwächst und sich mit demselben zur Bildung der Kloake verbindet. Vorher aber sendet die mesodermale Zellmasse des Proktodäums dem heranrückenden Zellstrang eine aus wenigen Zellen bestehende Wucherung entgegen, die bestimmt ist, den letzten Teil der Leitungswege der männlichen Geschlechtsprodukte zu bilden, nämlich den muskulösen Ductus ejaculatorius (Fig. 34 und 35). Derselbe Vorgang ist bereits von Leuckart bei Allantonema und von zur Strassen bei Bradynema beobachtet worden. Die Entstehung des größeren Teiles der männlichen Geschlechtswege, des Vas deferens, vollzieht sich nach der gegebenen Schilderung ebenso wie die der entsprechenden Teile beim weiblichen Tier, nämlich des Uterus. Dagegen leitet zur Strassen das Vas deferens allein von der hinteren Terminalplatte ab, „die eine kleine Anzahl dicht bei einander liegender Zellen aus sich entstehen läßt". Auf Grund der Abbildungen, die er giebt, könnte man allerdings zu der Anschauung kommen, daß bei Bradynema der kaudale Terminalkern allein im stande wäre, das Vas deferens zu bilden; vergleicht man aber damit meine Zeichnung 34, so wird man doch der Auffassung Raum geben müssen, daß eine derartige Zahl von Zellen (ich zähle mindestens 22) doch wohl nicht allein von der in Fig. 32 abgebildeten einen Terminalzelle abstammen kann, sondern es ist anzunehmen, daß mehrere der ursprünglichen Genitalzellen, „das kaudale Ende der Geschlechtsanlage", wie ich mich oben ausdrückte, daran beteiligt sind.

Die Kloake (Fig. 35) besitzt kurz vor der Ausmündung noch einen sackartigen Anhang, die Spiculartasche, aus der die Spiculae hervortreten. Diese Tasche ist mesodermalen Ursprunges, denn ihre Wandung wird von den Zellen gebildet, die wir in den Figg. 15 und 16 hinter der Proktodäumanlage erkennen konnten. Durch Auseinanderweichen lassen sie ein Lumen entstehen und scheiden gleichzeitig in dieses die Spiculae ab, wie es Fig. 34 zeigt, wo erst ein Teil derselben vorhanden und an seinem chitinartigen Aussehen erkennbar ist.

Leuckart (Parasiten, II, 1. Aufl.) schildert die Bildung des Begattungsapparates eingehend und sagt auf p. 73: „So viel ist jedoch klar, daß dabei die in der Nähe des Mastdarmes angehäuften Zellen eine gewisse Rolle spielen." Aus Angehörigen derselben

Zellgruppe läßt er auch die „diagonalen Schwanzmuskeln“ hervorgehen, er hält sie also auch für mesodermalen Ursprunges.

Das weitere Verhalten des fertigen Sexualapparates, wie es von Leuckart richtig beschrieben worden ist, wird für das Männchen durch die Figg. 35 und 38, für das Weibchen durch die Figg. 39 und 40 anschaulich gemacht.

Unberücksichtigt ist geblieben die Genese des Exkretionsapparates, sowie der Rücken-, Bauch- und Seitenlinien. Wegen der Kleinheit der Objekte ließ sich über die Entstehung dieser Organe leider nichts Sicheres ermitteln.

Am Schlusse dieser Arbeit sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Seeliger, für Angabe des Themas wie für die zahlreichen unschätzbaren Ratschläge, mit denen er mich stets in wohlwollendster Weise unterstützt hat, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen.

Litteraturverzeichnis.

1) Leuckart, Die menschlichen Parasiten, Bd. II, 1. Aufl., 1876.
2) Bütschli, Zur Entwickelungsgeschichte des Cucullanus elegans. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXVI, 1876.
3) Natanson, Zur Entwickelungsgeschichte der Nematoden. Arbeiten der 5. Versammlung russischer Naturforscher und Aerzte, Warschau 1876.
4) Ganin, Ueber die Entwickelung der Pelodera teres. Ebenda. Für die beiden letzten Arbeiten siehe das Referat in: Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XXVIII, 1878.
5) Goette, Entwickelungsgeschichte der Rhabditis nigrovenosa. In: Abhandlungen zur Entwickelungsgeschichte der Tiere, 1. Heft, 1882.
6) Hallez, Recherches sur l'embryogénie de quelques Nématodes, 1885.
7) Leuckart, Allantonema mirabile. Neue Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwickelung der Nematoden, 1887.
8) Strubell, Heterodera Schachtii. Bibliotheca Zoologica, Heft 2, 1888.
9) zur Strassen, Bradynema rigidum. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LIV, 1892.
10) Wandolleck, Zur Embryonalentwickelung des Strongylus paradoxus. Archiv f. Naturgeschichte, Jahrg. 58, 1892.
11) Boveri, Ueber die Entstehung des Gegensatzes zwischen den Geschlechtszellen und den somatischen Zellen bei Ascaris megalocephala, nebst Bemerkungen über die Entwickelungsgeschichte der Nematoden. Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. in München, Bd. VIII, 1892.
12) Spemann, Zur Entwickelungsgeschichte der Ascaris megalocephala. Zool. Jahrb., Bd. VIII, 1895.
13) Ziegler, H. E., Untersuchungen über die ersten Entwickelungsvorgänge der Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. LX, 1895.
14) zur Strassen, Embryonalentwickelung der Ascaris megalocephala. Archiv f. Entwickelungsmechanik, Bd. III, 1896.
15) Boveri, Die Entwickelung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse. Abdruck aus der Festschrift zum 70. Geburtstag von Carl von Kupffer, Jena 1899.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnungen.

B Bauchlinie.
Bl Blastoporus.
C Cuticula.
D Darm.
D. ej Ductus ejaculatorius.
Ekt Ektoderm.
l. Ekt laterale, *vl. Ekt* ventrolaterale Ektodermwucherung.
En Entoderm.
G Geschlechtsanlage.
H Hoden.
M Muskulatur.
Mes Mesoderm (*d* dorsales, *v* ventrales).
N Nervenring.
Ov Ovarium.
Pr Proktodäum.
R Rückenlinie.
S Seitenlinie.
Sch Schlund resp. -Anlage.
Sp Speicheldrüse.
Spt Spiculartasche.
U Uterus.
UG Urgeschlechtszellen.
V Vagina.
Vd Vas deferens.

Tafel I.

Gelb = Ektoderm.
Hellblau = Entoderm.
Dunkelblau = Mesoderm.
Grün = Stomatodäum.
Weiß = Urgeschlechtszellen.

Fig. 1a. Sagittalschnitt durch einen Embryo mit weit offenem Blastoporus. Hämatoxylin - Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 1b. Nachbarschnitt von 1a.

Fig. 2. Gastrula unmittelbar vor dem Verschluß. Von der Ventralseite gesehen. Essigsaures Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 3. Querschnitt durch das hintere Ende der Schlundregion. Blastoporus noch nicht geschlossen. Hämatoxylin - Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 4. Querschnitt. 7. Schnitt von vorn. Hämatoxylin-Alaunkarmin; cf. Boveri, Fig. 29c. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 5a. Querschnitt. 3. Schnitt von vorn
Fig. 5b. „ 7. „ „ „
Fig. 5c. „ 9. „ „ „
} derselben Serie. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 6a. Frontalschnitt. Blastoporus geschlossen. Hämatoxylin-Orange G. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 6b. Ventraler Nachbarschnitt von 6a.

Fig. 7. Sagittalschnitt. Blastoporus geschlossen. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 8. Querschnitt. Blastoporus geschlossen. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 9. Querschnitt. Blastoporus geschlossen. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 10. Querschnitt. 2. Schnitt von vorn. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 11. Querschnitt. 3. Schnitt von vorn. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 12. Schief geführter Frontalschnitt. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Tafel II.

Fig. 13. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 14. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 15. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 16. Schwanzabschnitt eines schon aus 3 Schenkeln bestehenden Embryos. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 17. Schwanzabschnitt einer eben ausgeschlüpften Rhabditis. Totalpräparat. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 18. Querschnitt. Laterale Wucherung noch eben getroffen, die ventrolaterale schon in zwei Teile gespalten. Dorsal unter dem Ektoderm das dorsale Mesodermband. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 19. Etwas schief geführter Frontalschnitt. Oesophagus zeigt schon den Beginn der Einschnürung. Hämatoxylin-Orange G. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 20. Querschnitt. Ventrolaterale Wucherung in zwei Teile aufgelöst, zwischen beiden das ventrale Mesoderm. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 21. Totalpräparat. Nervenring in der Pharyngealeinschnürung deutlich erkennbar. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 22a und b. Schnitte durch den Kopfabschnitt einer fast zum Ausschlüpfen reifen Rhabditis. In 22a der Nervenring getroffen. Hämatoxylin - Alaunkarmin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 23. Querschnitt durch die Mitte eines Embryos, dessen Schwanz den Kopfabschnitt fast erreicht hat. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 24. Querschnitte durch die Körperwand. In 24a die Mesodermzellen noch zusammenhängend, in 24b unter dem Einfluß der Streckung getrennt. Ok. V, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1275.

Fig. 25. Querschnitt durch fast reife Rhabditis. Alaunkarmin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 26. Längsschnitt durch die Geschlechtsanlage einer kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Rhabditis. Alaunkarmin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 27. Längsschnitt. Cuticula und Ektoderm einer kurz vor dem Ausschlüpfen stehenden Rhabditis. Alaunkarmin. Ok. V, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1275.

Tafel III.

Fig. 28. Teil eines Längsschnittes durch Schlundabschnitt einer zum Ausschlüpfen fertigen Rhabditis. Hämatoxylin-Alaunkarmin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 29. Totalbild einer eben frei gewordenen Rhabditis (Kopfabschnitt). Essigs. Karmin - Glycerin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 30. Totalbild einer 2 Tage alten Rhabditis. Flemming'sche Lösung. Ok. III, Obj. 6. Vergr. 380.

Fig. 31. Totalansicht der Geschlechtsanlage der ausschlüpfenden Rhabditis. Methylenblau. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 32. Geschlechtsanlage einer $^1/_2$ Tag alten Rhabditis. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 33. Totalbild der Geschlechtsanlage einer 1 Tag alten ♀ Rhabditis. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 34. Totalpräparat. Geschlechtsanlage einer 1 Tag alten ♂ Rhabditis. Essigs. Karmin-Glycerin. Ok. III, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 850.

Fig. 35. Schwanzabschnitt einer ausgewachsenen ♂ Rhabditis. Methylenblau. Ok. I, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 610.

Fig. 36. Querschnitt durch eine ausgewachsene ♀ Rhabditis. Alaunkarmin. Ok. IV, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1030.

Fig. 37. Querschnitt durch die hinter dem Nervenring liegende Region des Kopfabschnittes einer ausgewachsenen Rhabditis. Osmiumsäure. Ok. V, Obj. $^1/_{12}$. Vergr. 1275.

Fig. 38. Ausgewachsene ♂ Rhabditis. Methylenblau. Länge 0,65 mm. Ok. I, Obj. 4. Vergr. 188.

Fig. 39. Ausgewachsene ♀ Rhabditis. Methylenblau. Länge 0,8 mm. Ok. I, Obj. 4. Vergr. 188.

Fig. 40. ♀ Rhabditis. Im Innern bereits 2 freie Rhabdonemen. Methylenblau. Länge 1 mm. Ok. I, Obj. 4. Vergr. 188.

Die angegebenen Vergrößerungen beziehen sich auf das Leitz'sche Mikroskop. Alle Zeichnungen sind mit dem großen Abbe'schen Zeichenapparat entworfen.

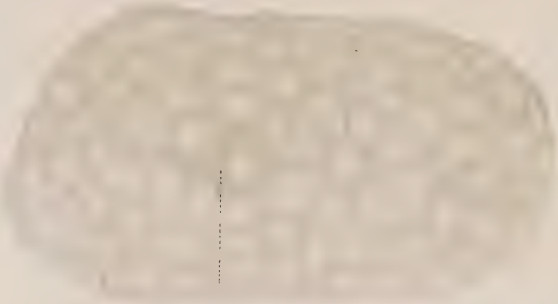
Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.

Fig. 1a.

Fig. 4.

Fig. 1b.

Fig. 5a.



Bl Fig. 2.

Fig. 5b.

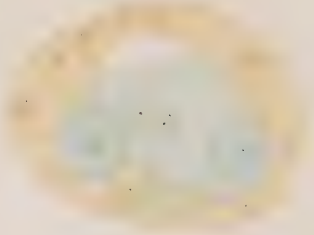


Fig. 3.

Fig. 5c.

Fig. 6a.

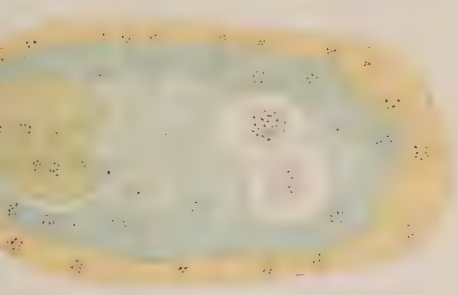


Fig. 6b.

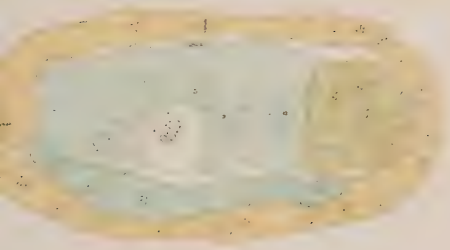


Fig. 7.

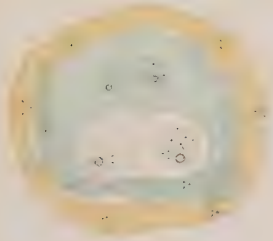


Fig. 8.

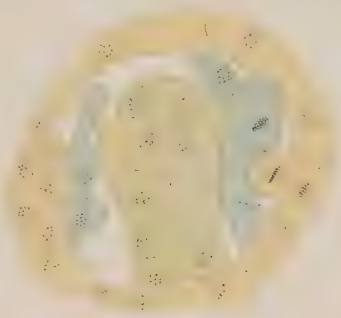


Fig. 9.

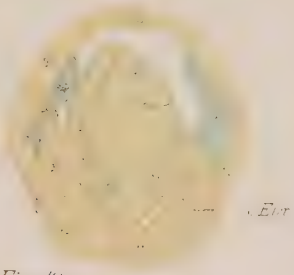


Fig. 10.

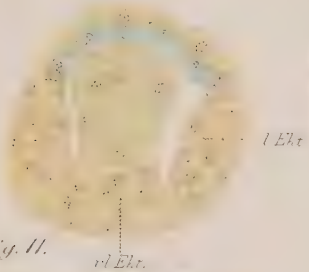


Fig. 11.

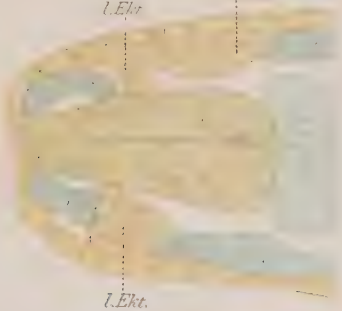


Fig. 12.

Lith Anstv K. Wesser, Jena

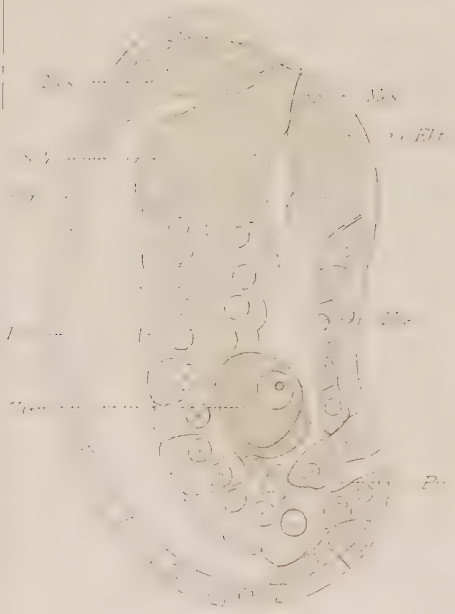


Fig. 13.

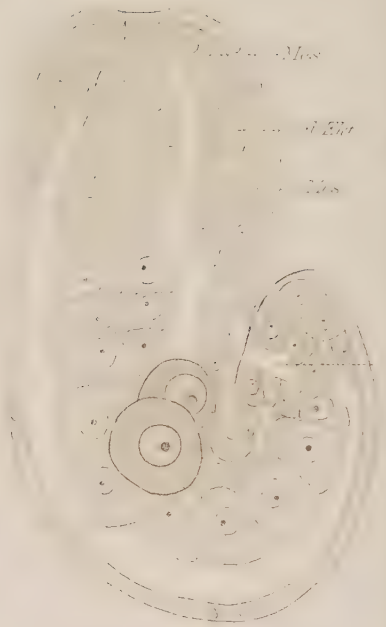
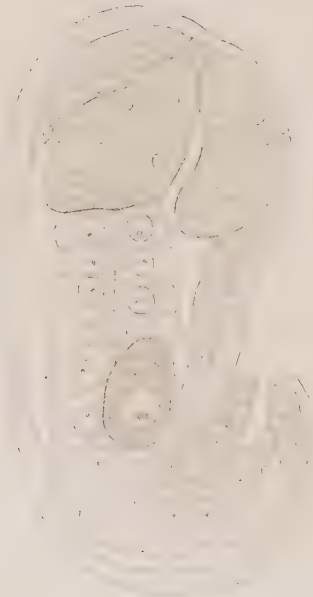
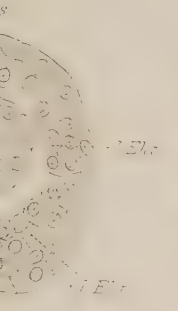


Fig. 15.





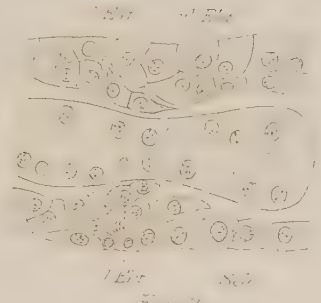


Fig. 1.

Fig. 22a.

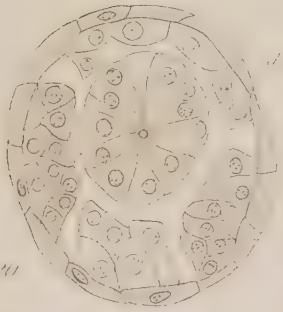


Fig. 20.

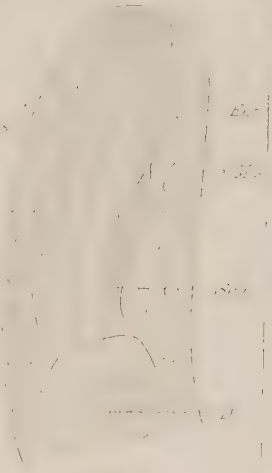


Fig. 21.

Fig. 24a.

Fig. 23.

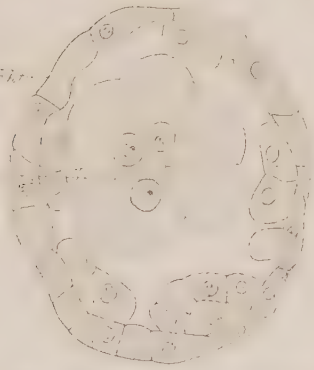


Fig. 22.

Fig. 25.

Fig. 26.

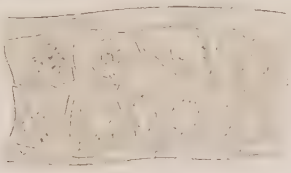


Fig. 27.

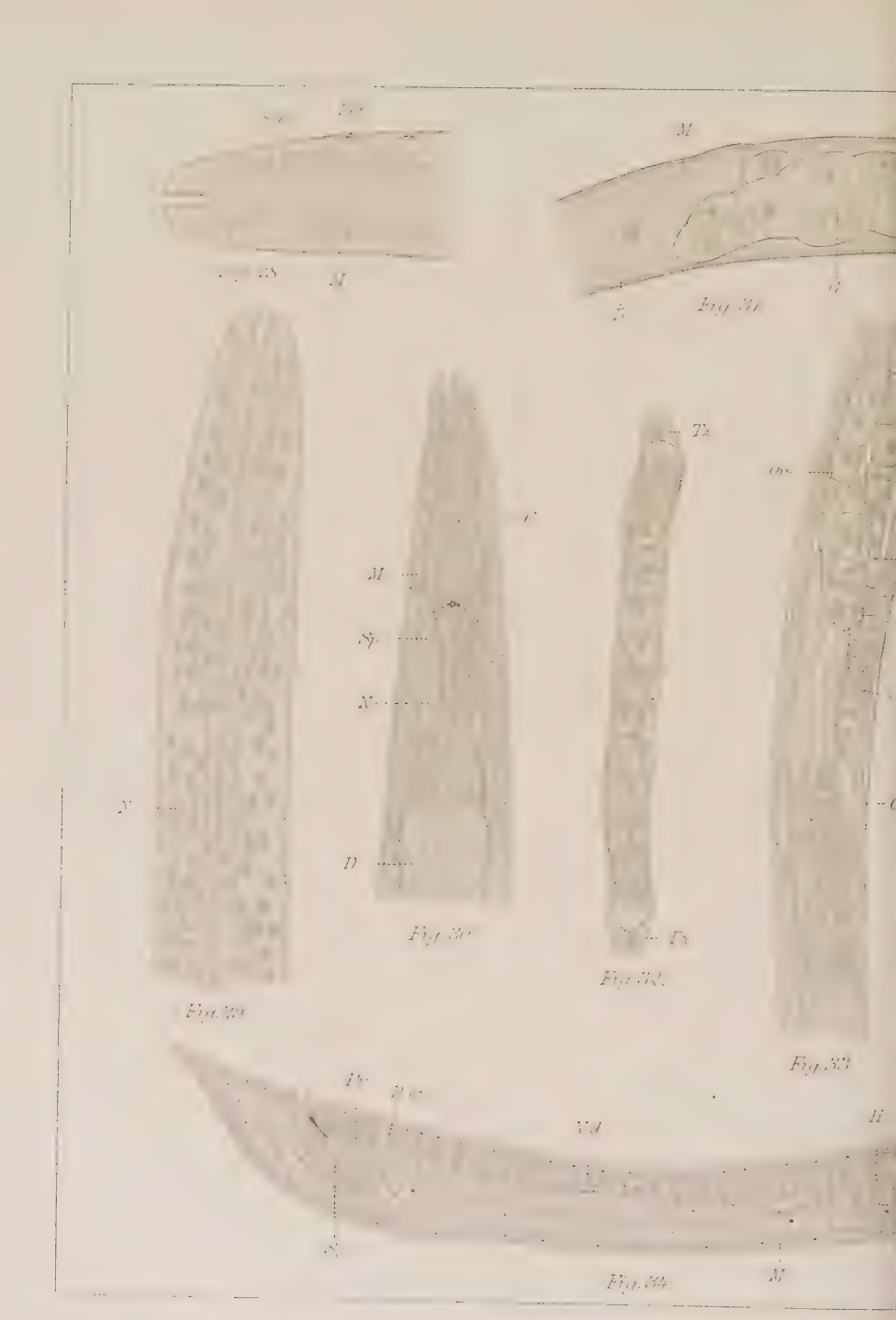

M
Fig. 31.
M
Sy
N
D
Fig. 30.
Tx
Fig. 32.
Fig. 29.
Fig. 33
M

Fig. 36.

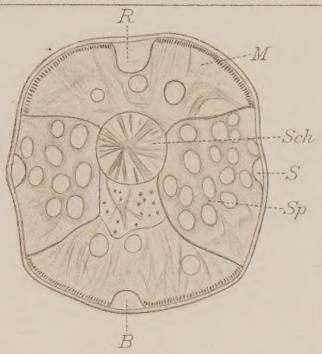


Fig. 37.

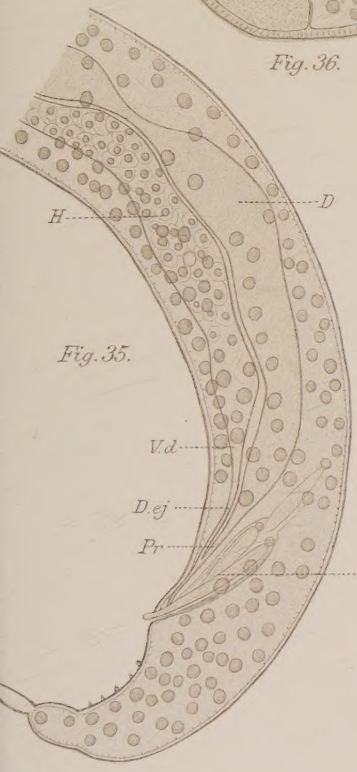


Fig. 35.

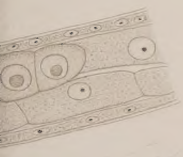


Fig. 38.

Fig. 39.

Fig. 40.

Lith. Anst. v. K. Wesser, Jena.

in Jena.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.